

**Optische Eigenschaften von
Photorezeptoren bei der Transmission
des Lichts**

Adolf Redl

1973

Optische Eigenschaften von Photorezeptoren
bei der Transmission des Lichts

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des
Doktorgrads der Fakultät für Physik der
Ludwig-Maximilians-Universität München



vorgelegt von Adolf Redl

München 1973



Berichterstatter: 1) Prof. Dr. R. Röhler
2) Prof. Dr. Dr. Dr. hc. H. Schober

Tag der mündlichen Prüfung: 7. Dezember 1973

Optische Eigenschaften von Photorezeptoren bei der Transmission des Lichts

1. Einleitung
2. Grundlagen
3. Präparation und Beschreibung der Apparatur
 - 3.1. Präparation
 - 3.2. Beschreibung der Apparatur
 - 3.2.1. Optischer Aufbau zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut
 - 3.2.2. Bildwandlereinrichtung zur Justierung der Netzhaut
 - 3.2.3. Optischer Aufbau zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion bei fokussierter Durchstrahlung der Netzhaut

3.2.4. Elektronische Auswertung der Lichtmodulation

3.2.5. Perfusionskammer und Messung des Elektroretinogramms

4. Messungen

4.1. Winkelverteilung der transmittierten Lichtkomponenten bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

4.1.1. Meßergebnisse

4.1.2. Auswertung und Diskussion der Meßergebnisse

4.1.2.1. Winkelverteilung der polarisiert transmittierten Lichtkomponente

4.1.2.2. Winkelverteilung der depolarisiert transmittierten Lichtkomponente

4.1.2.3. Diskussion der Ergebnisse

4.2. Lichtverteilung bei Variation des Einfallswinkels

- 4.3. Modulationsübertragungsfunktion und Elektroretinogramm
- 4.4. Intensitätsverteilung der transmittierten Lichtkomponenten bei fokussierter Beleuchtung der Netzhaut
 - 4.4.1. Meßergebnisse
 - 4.4.2. Auswertung und Diskussion der Meßergebnisse
- 5. Zusammenfassung
- 6. Literaturnachweis

1. Einleitung

Die Informationsübertragung beim Sehprozess durchläuft eine Anzahl von Gliedern deren Einflüsse in drei Klassen zusammengefaßt werden können:

- a) Die optische Übertragung im dioptrischen Apparat des Auges,
- b) die optische Übertragung in der Netzhaut mit anschließender photochemischer Umwandlung der Lichtenergie
- c) die Nervenleitung zum Gehirn.

Eine Reihe wichtiger psychophysisch beobachteter Erscheinungen wie z.B. minimum separabile, Noniussehschärfe, Stiles-Crawford-Effekt lassen sich dabei auf die optischen Übertragungseigenschaften der Netzhaut bzw. auf die Lichtverteilung in der Netzhaut zurückführen (/1-3/).

In der Netzhaut selbst durchläuft das Licht eine Vielzahl von Zellschichten höchst unterschiedlicher histologischer Struktur und optischen Verhaltens, bis es auf die photosensitiven Pigmente in den äußeren Segmenten der

Rezeptoren trifft (/4,5/). Hierbei spielt offensichtlich insbesondere die Übertragungscharakteristik dieser äußeren Segmente eine wichtige Rolle für die Informationsübertragung. Demnach wurden hier eine Reihe von geometrischoptischen Vorstellungen und Wellenleitermodelle für die Außenglieder der Rezeptoren vorgeschlagen, nach denen sich ungelöste Probleme der physiologischen Optik erklären lassen (/6-10/).

Zur experimentellen Bestimmung der optischen Eigenschaften der Netzhaut wurde die Lichtverteilung des nach optischer Abbildung in der Netzhaut entstehenden Punktbilds gemessen. Hierfür wurden drei Hauptverfahren angewandt:

- a) Die Betrachtung unter dem Mikroskop (/9/)
- b) Analyse des aus dem Auge reflektierten Lichts nach Abbildung durch die Augenmedien (/1,11-14/)
- c) Subjektive Kontrastmessung, wobei durch Erzeugen eines Interferenzmusters zweier kohärenter Lichtbündel auf der Netzhaut der Einfluß der brechenden Augenmedien zu einem Teil ausgeschaltet werden kann (/15/).

Die beiden letztgenannten Methoden liefern teilweise unterschiedliche Resultate (/14,15/). Hierbei ist zu beachten, daß bei diesen Untersuchungsmethoden der Einfluß der Abbildungsmedien des Auges nicht vernachlässigt werden kann, bzw. daß das untersuchte Licht zum Teil in Netzhautschichten reflektiert wird, die noch vor den für die Informationsübertragung entscheidenden Photorezeptoren liegen (/11/).

Um die Nachteile der erwähnten Verfahren zu umgehen, wird in dieser Arbeit versucht, die Intensitätsverteilung des Lichts beim Durchgang durch die Netzhaut zu bestimmen, indem das durch isolierte Netzhäute transmittierte Licht durch Messung der Modulationsübertragungsfunktion (MÜF) analysiert wird. Die MÜF, die sich zur Charakterisierung von optischen Abbildungssystemen durchgesetzt hat, kann auch für die Netzhaut angegeben werden, da in dieser ähnlich einer optischen Abbildung eine Deformation auftritt, die sich in einem mehr oder weniger breitem Punktbild äußert. Das Verfahren hat hier insbesondere den Vorteil, daß auf die Lichtverteilung im Bereich der Photorezeptoren geschlossen werden kann, die einzeln wegen ihrer Kleinheit nicht untersucht werden können.

2. Grundlagen

Die Grundlagen der verwendeten Meßmethoden seien in folgendem kurz erläutert (vgl. (/16,17/)).

Betrachtet man (Abb. 1) die Intensitätsverteilung $o(\underline{r})$ eines leuchtenden Objektpunkts an der Stelle $\underline{r} = (x, y)$ im Objektraum und die bei einer optischen Abbildung im Bildraum an der Stelle $\underline{r}' = (x', y')$ entstehende Lichtverteilung $d(\underline{r}')$, so läßt sich formal eine Fourierzerlegung der Objekt- und Bildverteilung nach Ortsfrequenzen $\underline{w} = (u, v)$ durchführen, die analog einer Zeitfrequenz (etwa durch die Anzahl der Perioden eines Schwarz-Weiß-Rasters pro Längeneinheit) definiert werden können.

Mit $\underline{r}$, $\underline{r}'$ und $\underline{w}$ sind dabei reduzierte Koordinaten bezeichnet, die nach Abb. 1 mit den natürlichen (geometrischen) Koordinaten verbunden sind. Es genügt dabei die Ausdehnung des Objekts in zwei Dimensionen senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung des Lichts zu betrachten.

Die Intensitätsverteilungen in Orts- und Bildraum lauten dann in Fourierdarstellung

$$o(\underline{r}) = \iint_{-\infty}^{+\infty} O(\underline{w}) e^{2\pi i(\underline{r}, \underline{w})} d u d v ,$$

$$d(\underline{r}') = \iint_{-\infty}^{+\infty} D(\underline{w}) e^{2\pi i(\underline{r}', \underline{w})} d u d v$$

mit der Umkehrung

$$O(\underline{u}) = \iint_{-\infty}^{+\infty} o(v') e^{-2\pi i(\underline{v}', \underline{u})} dx' dy',$$

$$D(\underline{u}) = \iint_{-\infty}^{+\infty} d(v') e^{-2\pi i(\underline{v}', \underline{u})} dx' dy'.$$

(1)

$D(\underline{u})$ wird als Modulationsübertragungsfunktion bezeichnet; sie ist die Fouriertransformierte des Punktbilds und beschreibt somit die bei der optischen Abbildung entstehende Lichtverteilung im Punktbild. Es ist üblich, die MÜF so zu normieren, daß $D(\underline{0}) = 1$ gilt. Bei einer idealen optischen Abbildung wäre dann allgemein $D(\underline{u}) = 1$.

Die Zerlegung des Lichts nach Ortsfrequenzen läßt sich in der Praxis durch Abbildung eines Objektpunkts auf ein Gitter mit abwechselnd lichtdurchlässigen und lichtundurchlässigen Streifen variabler Periode verwirklichen. Ein verbreitertes Punktbild äußert sich dann in einer Verminderung des Kontrasts im Gitter, die umso stärker wird, je größer die Ortsfrequenzen des verwendeten Gitters werden. Quantitativ ist der Kontrast definiert durch

$$K = \frac{I_{\max} - I_{\min}}{I_{\max} + I_{\min}}, \quad \text{wenn mit } I_{\max} \text{ und } I_{\min} \text{ die maximal und}$$

minimal durch das Gitter hindurchtretenden Lichtintensitäten bezeichnet werden.

$K(\underline{w})$ ist proportional der normierten Modulation $D(\underline{w})$, das heißt dem Wert der normierten MÜF für die Ortsfrequenz $\underline{w}$.

Ein Vorteil der Beschreibung des Abbildungsprozesses mit Hilfe der MÜF besteht dann, wenn mehrere Abbildungen hintereinander ausgeführt werden. Lassen sich zwei Abbildungsschritte jeweils durch eine MÜF $D_1(\underline{w})$ und $D_2(\underline{w})$ beschreiben, so gilt unter der Voraussetzung, daß das beim ersten Abbildungsschritt entstehende Punktbild als inkohärentes Objekt für die nächste Abbildung betrachtet werden kann, für die gesamte Abbildung $D(\underline{w})$ die Bezeichnung

$$D(\underline{w}) = D_1(\underline{w}) \cdot D_2(\underline{w}) \quad (2)$$

Ein weiterer Vorteil bei der Verwendung der MÜF der Charakterisierung der optischen Abbildung besteht darin, daß in vielen Fällen aus der MÜF ein direkter Aufschluß über den Aufbau des Abbildungssystems gewonnen werden kann. Der Einfluß des optischen Systems bei einer nicht-idealen Abbildung läßt sich nämlich durch eine in der Austrittspupille (AP) des Systems wirksame Pupillenfunktion $G(\alpha, \beta)$ darstellen, wenn mit α, β die natürlichen Koordinaten in der AP bezeichnet werden. Die Pupillenfunktion selbst setzt sich dabei aus der Lichtdurchlässigkeit $|G(\alpha, \beta)|$ in der AP und der Abweichung $\Delta(\alpha, \beta)$ der realen Wellenfront von der idealen Kugelwelle nach folgender Beziehung zusammen:

$$G(\alpha, \beta) = |G(\alpha, \beta)| e^{ik \Delta(\alpha, \beta)}, \quad k = \frac{2\pi}{\lambda}.$$

Der Zusammenhang zwischen der MÜF und der Pupillenfunktion wird dann durch ein Autokorrelationsintegral (Duffieuxintegral) beschrieben

$$D(\underline{u}) = \iint_{-\infty}^{+\infty} G(\underline{s}) \cdot G^*(\underline{u} + \underline{s}) d s_x d s_y, \quad (3)$$

wobei $\underline{s} = s_x, s_y$ den reduzierten Radiusvektor in der AP nach Abb. 1 bezeichnet.

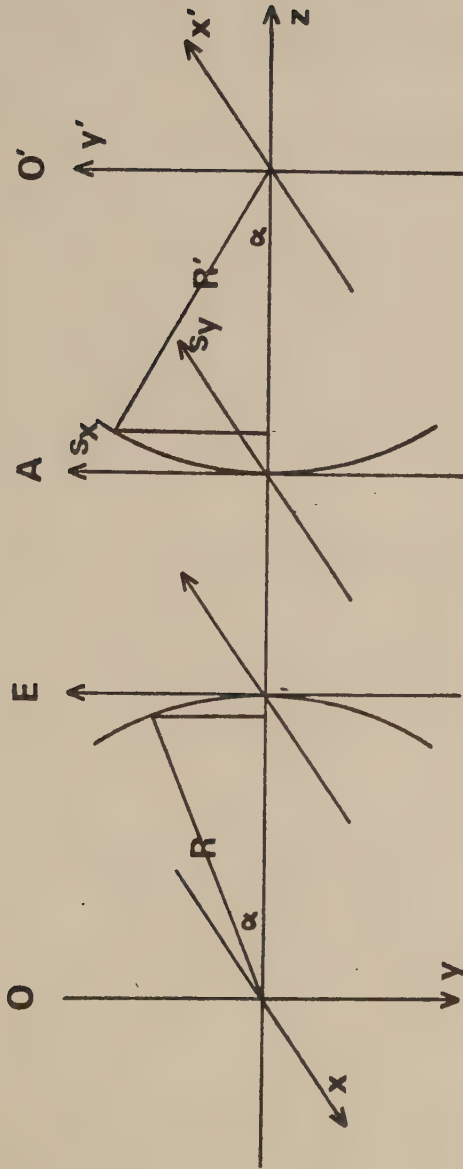


Abb. 1 Zur Abbildung durch ein optisches System

O, O' Objekt- bzw. Bildebene

x, y reduzierte Ortskoordinaten in der Objektebene

s_x, s_y reduzierte Ortskoordinaten in der Austrittspupille

Dabei besteht der Zusammenhang mit den natürlichen Koordinaten:

$$x' = \frac{h'}{\lambda R'} \cdot \frac{y'}{h'} \quad , \quad s'_x = \frac{h'}{\lambda R'} \quad , \quad s'_y = \frac{h'}{\lambda R'} \cdot \frac{y'}{h'}$$

E, A Eintritts- bzw. Austrittspupille
 x', y' reduzierte Ortskoordinaten in der Bildebene

3. Präparation der Netzhäute und Beschreibung der Apparatur

3.1. Präparation der Netzhäute

Die Versuche wurden an Netzhäuten von Fröschen der Gattung *rana temporaria* und *rana esculenta* durchgeführt.

Die Präparation der Netzhäute erfolgte grundsätzlich an dunkeladaptierten Augen bei schwacher Rotlichtbeleuchtung (Lampe Radium R 304 15 W), da hier wegen der fehlenden Pigmentwanderung (/18/) eine schonendere Ablösung der Außenglieder der Rezeptoren vom Pigmentepithel gegeben ist.

Im einzelnen wurde wie folgt vorgegangen. Nach etwa zehnstündiger Dunkeladaptation wurde der Frosch dekapiert und das Auge herausgenommen, wobei der optische Nerv an der Sklera möglichst sauber abgetrennt wurde. In einer Vorrichtung wurde dann das Auge äquatorial mit Hilfe einer Rasierklinge durchschlagen. Die hintere Bulbusschale wurde anschließend in eine physiologische Nährlösung gebracht, so daß zwischen dem Zeitpunkt der Tötung des Tieres und der künstlichen Versorgung der Netzhaut nur wenige Minuten vergingen. Danach wurde die Netzhaut vorsichtig mit einer Pinzette von der Sklera und dem Pigmentepithel gelöst. Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung (in mmol/l) (/19/): NaCl 95, KCl 2, CaCl_2

0,9, MgCl_2 0,45 (titrimetrisch bestimmt), NaH_2PO_4 9, Na_2HPO_4 4, Glukose $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ 14). Durch Zugabe von $\frac{n}{10}\text{NaOH}$ wurde der PH-Wert auf $7,5 \pm 0,1$ gebracht. Während der Präparation und der Messung betrug die Temperatur ca. 25°C .

3.2. Beschreibung der Apparatur

Die Versuchsapparatur bestand im wesentlichen aus zwei Teilen, einer Anordnung zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion und einer Anordnung zur Messung des Elektroretinogramms.

Zur experimentellen Bestimmung der MÜF des optischen Systems wurde ein Verfahren gewählt, das auf einem von P. Lindberg und E. Ingelstam (/20,21/) angegebenen Prinzip beruht, wonach das bei der Abbildung einer quasipunktförmigen Lichtquelle durch ein optisches System entstehende Punktbild auf eine rotierende Sektorenscheibe fokussiert wird, und der durch die Scheibe modulierte Lichtstrom mit Hilfe eines Photomultipliers in ein elektrisches Signal verwandelt wird, das nach entsprechender Verstärkung auf einem Oszillographen bzw. Schnellschreiber sichtbar gemacht werden kann. Diese Methode wurde bei der Justierung der Apparatur und bei Probeaufnahmen angewandt.

Eine verbesserte Modifikation besteht in einem von R. Röhler (/11,16/) verwendeten, weiter unten beschriebenen Verfahren, bei dem das Photomultipliersignal elektronisch verarbeitet wird, und anschließend die

Übertragungsfunktion der optischen Anordnung auf einem Schnellschreiber registriert werden kann. Abgesehen von der Vereinfachung der Auswertung wird dabei auch eine höhere Meßgenauigkeit erzielt (/11/).

Bei dem im folgenden beschriebenen Versuchsaufbau zur Messung der MÜF der isolierten Froschnetzhaut wurden für den optischen Teil der Apparatur zwei verschiedene Anordnungen gewählt.

In der ersten Anordnung wird die Netzhaut parallel durchstrahlt, und das die Netzhaut verlassende Lichtbündel in der Brennebene eines nachfolgenden Objektivs vereinigt. (Objektiv O_5 in Abb. 2 bzw. Abb. 3; die genaue Beschreibung der Anordnung erfolgt in Abschnitt 3.2.1). Das in der Brennebene entstehende Punktbild ist hierbei in erster Linie durch die Beugung des Lichts an den äußeren Begrenzungen der verschiedenen Netzhautstrukturen bestimmt.

Durch Analyse des Punktbilds kann die Auffächerung des durch die Netzhaut transmittierten Lichtbündels und damit die Winkelcharakteristik der die Rezeptorebene verlassenden Lichtkomponente bestimmt werden.

Hierbei lassen sich Rückschlüsse auf den physikalischen Aufbau der beugenden Netzhautstrukturen ziehen. Unter den gegebenen Verhältnissen (unregelmäßige Verteilung der Rezeptoren) kann hier auch die Winkelverteilung der Lichtintensität ermittelt werden, die an einem einzelnen

Rezeptor auftritt. Daneben kann durch Änderung des Einfallswinkels der auftreffenden Strahlung die elektromagnetische Kopplung zwischen den einzelnen Rezeptoren untersucht werden.

In der zweiten Anordnung (vgl. Abb.4; genaue Beschreibung unter Abschnitt 3.2.2.) wird in der Netzhaut selbst durch fokussierte Abbildung einer Lochblende ein Punktbild erzeugt, dessen Struktur durch die Streuung des Lichts in verschiedenen Netzhautschichten und insbesondere durch den Energiefluß durch die Rezeptorwandungen bestimmt wird. Durch Analyse des Punktbilds wird die Lichtverteilung innerhalb der Rezeptoren und der ihnen vorgelagerten Zellschichten bestimmt.

In vielen Fällen wurde unmittelbar vor oder nach Registrierung der MÜF zur Überprüfung der Lebenstätigkeit der Netzhaut das ERG aufgenommen. Das bei Beleuchtung zwischen der cornealen und skleralen Seite der Netzhaut entstehende Spannungssignal wurde über Metallelektroden abgenommen und nach Verstärkung ebenfalls am Schnellschreiber bzw. einem Speicheroszillographen registriert. Eine eingehendere Beschreibung des hierzu verwendeten experimentellen Aufbaus erfolgt in Abschnitt 3.2.5.

3.2.1. Optischer Aufbau zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

Abb. 2 zeigt den optischen Teil der Versuchsanordnung, wie sie zur Ermittlung der Lichtverteilung in der Netzhaut verwendet wurde, wenn diese parallel durchstrahlt wird.

Der Brennfleck einer stabilisierten 900 W-Xenonlampe wird durch die Objektive O_1 , O_2 , O_3 und den Oberflächenspiegel S_1 auf einer Lochblende B_1 mit einem Durchmesser von 50μ abgebildet.

Die Ablenkung des Strahlengangs über Spiegel ist aus räumlichen Gründen notwendig, da die in die Apparatur eingebrachte Netzhaut waagrecht in dem weiter unten beschriebenen Netzhautgefäß liegen sollte. Die Lochblende B_1 , die für die weitere Abbildung als eigentliche Punktlichtquelle dient, befindet sich ihrerseits im Brennpunkt eines Objektivs O_4 , so daß ein paralleles Lichtbündel erzeugt wird, das die anschließende Netzhaut durchsetzt. Die Breite des Lichtbündels kann dabei durch eine Blende B_2 variiert werden.

Das in der Brennebene des nachfolgenden Objektivs O_5 entstehende Punktbild wird nun über den Strahlteilerwürfel S_2 vergrößert auf die rotierende Sektorenscheibe SE abgebildet. Die Sektorenscheibe (vgl. Abb. 5), bestehend aus abwechselnd lichtdurchlässigen und lichtundurchlässigen Sektoren kontinuierlich variierender Breite,

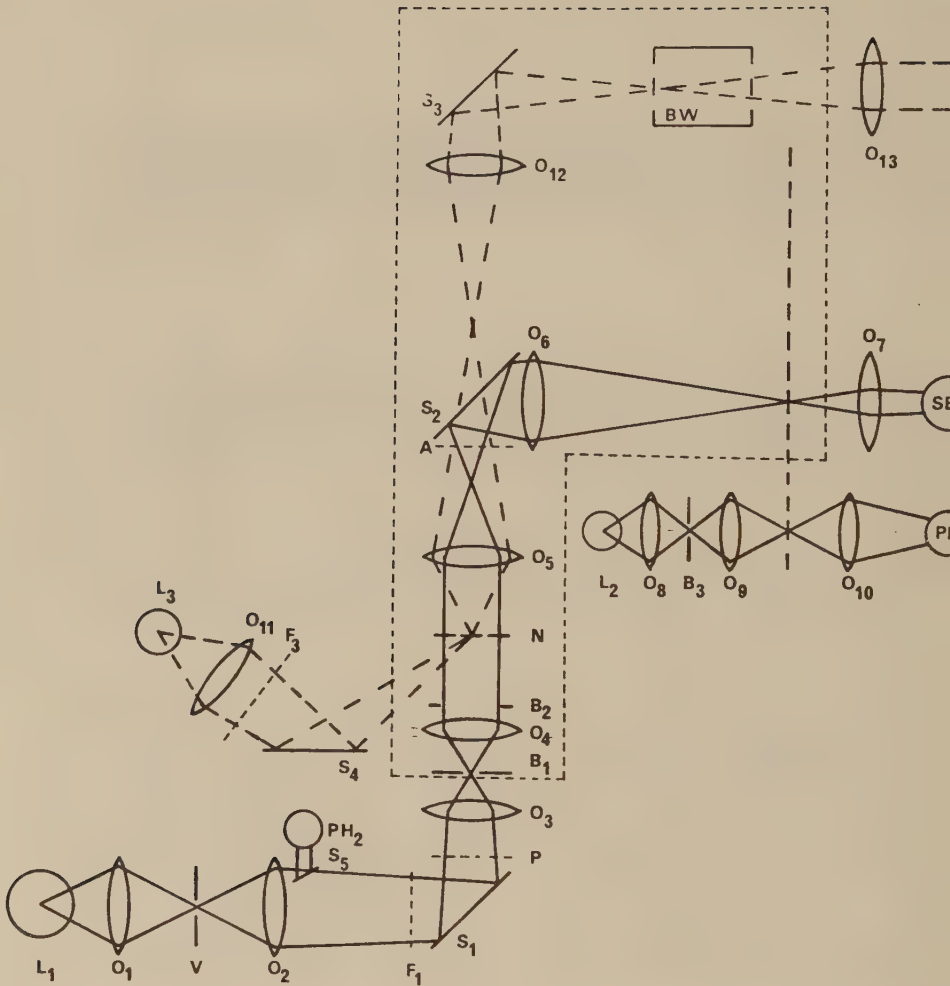


Abb. 2 Optischer Aufbau zur Messung der MUF bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

L1	Xe-Lampe	A	Analysator
L2, L3	Glühlampen	SE	Sektorenscheibe
O	Objektive	R	Drehachse der Sektorenscheibe
B	Blenden (B1 = 50 μ)	PH	Photozellen
S	Spiegel (S2 Strahlteilerwürfel)	F1	Grau- bzw. IR-Filter
BW	Bildwandler	F2	Graufilter
N	Netzhaut	F3	IR-Filter
P	Polarisator	V	Verschluss

befindet sich dabei so im Strahlengang, daß sie von dem fokussierten Lichtbündel in einem Abstand von etwa 20 cm von der zur optischen Achse des Systems parallelen Drehachse durchsetzt wird. Der in der Sektorenscheibe modulierte Lichtstrom wird schließlich auf einen Sekundärelektronenvervielfacher gebündelt.

Entscheidend für die Abbildung kleiner Strukturen sind die Abbildungsgüte und Aperturen der zur Durchstrahlung der Netzhaut und anschließenden Fokussierung auf die Sektorenscheibe verwendeten Objektive.

Als Objektive O_4 , O_5 , O_6 wurden Fotoobjektive folgenden Typs gewählt:

Ysaron	5 cm,	F/3,5	(O_4)
Sumitar	5 cm,	F/2	(O_5)
Ysaron	9 cm,	F/4,5	(O_6) bzw.
Tessar	16,5 cm,	F/6,3	(O_6)

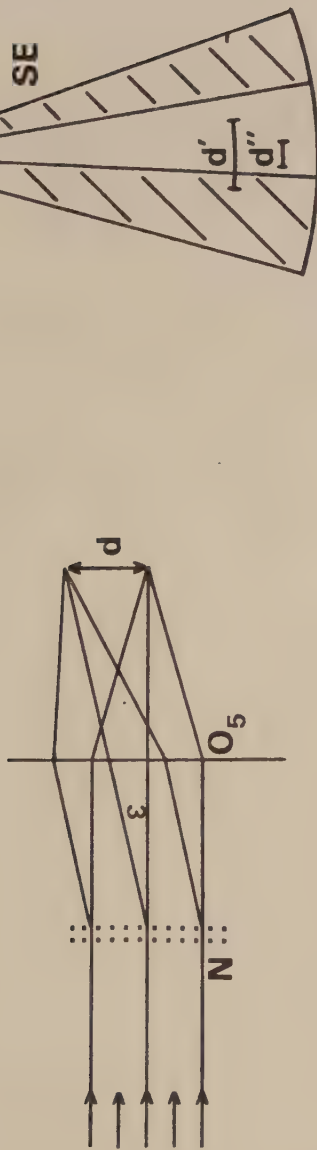
Infolge der Güte der Übertragungsfunktionen der verwendeten Objektive liegt die Begrenzung der optischen Abbildung in der die Netzhaut umgebenden Perfusionsskammer (vgl. Abschnitt 3.2.5.).

Für die elektronische Auswertung des modulierten Lichtstroms muß das auf der Sektorenscheibe entstehende Punktbild mit einem idealen Punktbild verglichen werden, dessen Modulation gleichphasig mit der Modulation des verbreiterten Punktbildes verläuft. Dazu wird in einem Referenzstrahlengang die von der Glühlampe L_2 durch das Objektiv O_8 beleuchtete Lochblende B_3 mit Hilfe des

Objektiv O_9 verkleinert auf die Sektorenscheibe abgebildet. Das Objektiv O_{10} fokussiert dann das in der Sektorenscheibe modulierte Licht auf die Kathode der Photozelle PH_1 . Der gesamte Referenzstrahlengang kann dabei senkrecht zur optischen Achse des Meßstrahlengangs verschoben werden, sodaß die Gleichphasigkeit der Modulation erreicht wird (vgl. Abb. 3).

Bei den durchgeführten Experimenten wurde die Umlauffrequenz der Sektorenscheibe auf ca. 5 Hz eingestellt. Ein Photoverschluß V im Strahlengang wurde nun so gesteuert, daß die Beleuchtung jeweils für eine Umdrehung der Scheibe freigegeben wurde, die zur Registrierung der MÜF nötig ist. Dies entspricht einer Beleuchtungsdauer der Retina von ca. 0,2 s. Die genaue Bestimmung der Beleuchtungsdauer geschieht dabei durch Registrierung des durch einen kleinen Spiegel S_5 aus dem Beleuchtungsstrahlengang ausgespiegelten Lichtstroms mit Hilfe der Photozelle PH_2 , die auch zur Überprüfung der Konstanz der Beleuchtungsstärke während der Versuchsdauer verwendet wurde.

Zur Ermittlung des Depolarisationsgrads beim Durchtritt von linear polarisiertem Licht durch die Retina befinden sich zwei Polarisationsfilter P, A in der in der Abbildung gezeichneten Weise im Strahlengang.



- Abb. 3 Zur Berechnung der Ortsfrequenzen des durch die Netzhaut transmittierten Lichts
- a) Beugung des Parallellichtbündels an der Netzhaut (N Netzhaut, Beugungswinkel, O_5 Objektiv vgl. Abb. 2, d Punktbild in der Brennebene von O_5)
- Bei der Berechnung der Ortsfrequenzen ist die Brechung des Lichts beim Austritt aus der mit Nährlösung durchströmten, hier nicht eingezeichneten Perfusionskammer zu berücksichtigen
- b) Auf der Sektorenscheibe (SE) entstehendes Punktbild des Meßstrahlengangs (d') und des Referenzstrahlengangs (d'')

3.2.2. Bildwandlereinrichtung zur Justierung der Netzhaut

Der übrige Teil der optischen Anordnung in Abb. 2 wird zur Justierung der dunkeladaptierten Retina unter Infrarotlichtbeleuchtung verwendet. Die Netzhaut kann dabei durch die Xenonlampe unter Vorschalten eines IR-Filters F_1 (Schott RG 715) und zusätzlich zur Erhöhung der Beleuchtungsstärke durch eine Glühlampe L_3 über das Objektiv O_{11} und ein weiteres gleichartiges IR-Filter F_3 beleuchtet werden. Die Zusatzbeleuchtung erfolgt dabei entweder in der in der Abbildung dargestellten Weise über den Spiegel S_4 auf die "Unterseite" der Retina, wie sie für die im folgenden Abschnitt beschriebene Anordnung zur fokussierten MUF-Messung angewandt werden muß, oder ohne Spiegel auf die "Oberseite" der Netzhaut.

Die so beleuchtete Netzhaut kann mit Hilfe eines Bildwandlers BW betrachtet werden, wobei eine vergrößerte Abbildung durch die Objektive O_5 und O_{12} über den Oberflächenspiegel S_3 auf die Photokathode der Bildwandleröhre erfolgt. Das auf dem Anodenschirm der Röhre sichtbare Bild wird dann nochmals durch eine Lupe O_{13} vergrößert. Der durch Verwendung von IR-Licht anstelle des zur Messung benutzten sichtbaren Lichts entstehende Abbildungsfehler liegt dabei unterhalb der bei der mechanischen Justierung der Netzhaut erreichbaren Genauigkeit.

Zur Bildwandlerereinrichtung gehören die Bildwandlerröhre (/41/) (Bildwandlerdiode Valvo 6914, Konversionskoeffizient mit IR-Filter 0,6 cd/lm, Auflösung ca. 50 Lp/mm) und dem zur Stromversorgung der Röhre gebauten 16 kV-Hochspannungsteil, bestehend aus einem durch eine Taschenlampenbatterie gespeisten Generator und einem Spannungsvervielfacher.

3.2.3. Optischer Aufbau zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion bei fokussierter Durchstrahlung der Netzhaut

Die in Abb. 4 schematisch wiedergegebene Anordnung zeigt den optischen Teil der Apparatur, wie sie zur Bestimmung der MÜF bei fokussierter Beleuchtung der Netzhaut verwendet wurde. Hierzu wurde der in Abb. 2 eingerahmt gezeichnete Teil der Apparatur durch den in Abb. 4 dargestellten Strahlenverlauf ersetzt.

Die hier wieder als eigentliche Punktlichtquelle wirkende 50μ -Blende B_1 wird verkleinert durch das Objektiv O_4 auf die Netzhaut fokussiert. Das in der Netzhaut entstehende, deformierte Punktbild wird dann mit Hilfe der Objektive O_{14} und O_6 über den Strahlenteilerwürfel S_2 vergrößert auf die Sektorenscheibe abgebildet. Die dabei entscheidende numerische Apparatur von O_{14} beträgt 0,80 (Wasser-Immersion-Objektiv Leitz UO 55 W).

Der in der Sektorenscheibe modulierte Lichtstrom wird danach analog der Anordnung zur Messung im parallelen Licht auf den SEV gebündelt und zusammen mit dem im Vergleichsstrahlengang modulierten Lichtstrom ausgewertet.

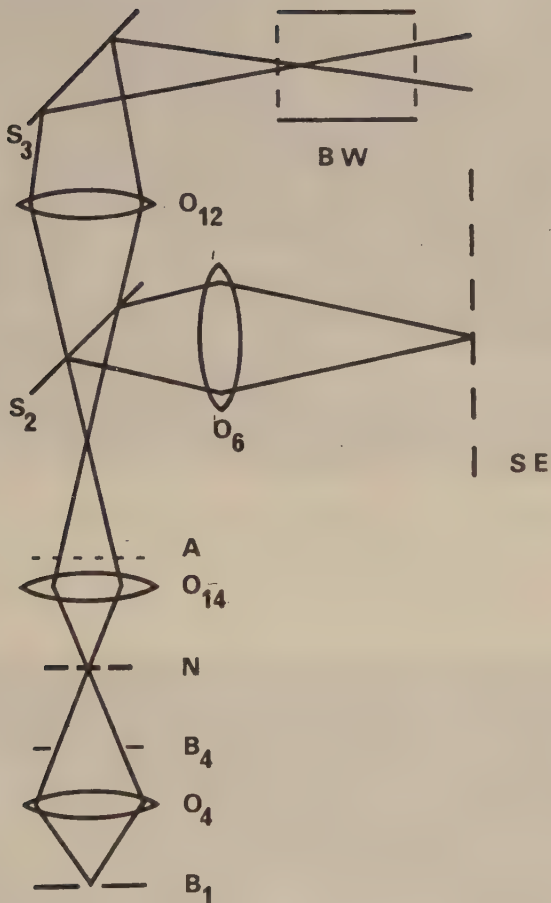


Abb. 4 Teil des optischen Aufbaus zur Messung der MÜF bei fokussierter Beleuchtung der Netzhaut;
O₁₄: Leitz-Immersionsobjektiv UO 55W; N: Netzhaut;
B₁: 50 -Blende; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 2;
Zur Messung der MÜF wird die in Abb. 2 eingerahmt gezeichnete Anordnung durch die hier widergegebene Anordnung ersetzt

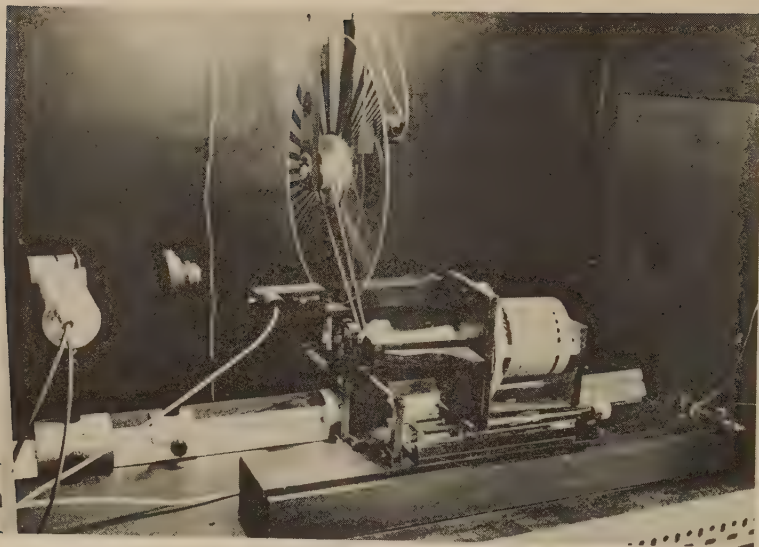


Abb. 5 Sektorenscheibe mit Referenzstrahlengang und Teil des Meßstrahlengangs

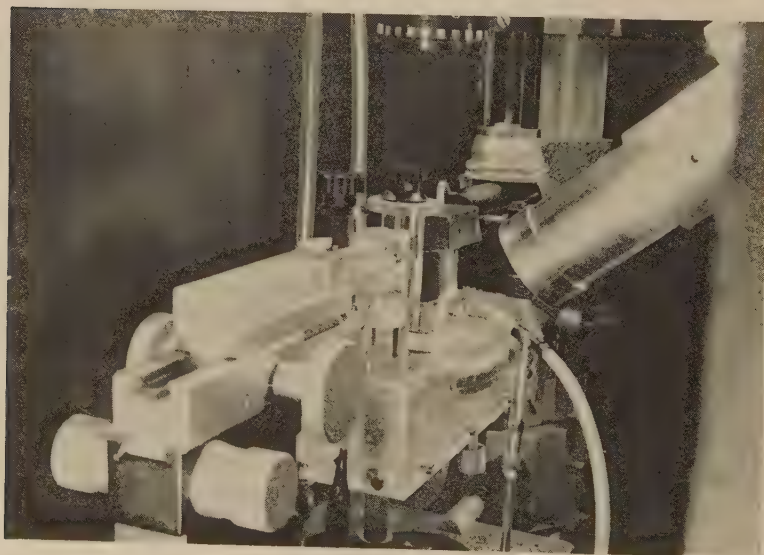


Abb. 6 Mikromanipulator und Netzhauthalterung, wie sie für einen Teil der Messungen verwendet wurden (Abschnitt 4.4.)

3.2.4. Elektronische Auswertung der Lichtmodulation

Die Modulation des Lichts durch die rotierende Sektorenscheibe sollte für möglichst viele Ortsfrequenzen durchgeführt werden. Hier wurde ein Ortsfrequenzbereich gewählt, der etwa zwei Zehnerpotenzen umfaßt, und genügte, die MÜF hinreichend genau darzustellen.

Die Breite S der lichtdurchlässigen und lichtundurchlässigen Sektoren wurde logarithmisch mit dem Umlaufwinkel der Scheibe verkleinert ($\log S = A - k\varphi$, $A = 1,370$, $k = 0,0067$), so daß etwa 150 lichtdurchlässige Sektoren entstanden, deren größter eine Winkelbreite von 18° und deren kleinster eine Winkelbreite von $0,22^\circ$ hatte. An den kleinsten Sektor schließt eine Übergangszone mit Sektoren wachsender Breite ($A = 1,842$, $k = 0,0326$) bis zum größten Sektor an. Diese logarithmische Einteilung hat den Vorteil, daß bei der Auswertung der MÜF bei den wichtigen hohen Ortsfrequenzen viele Meßpunkte zur Verfügung stehen.

Der von der Sektorenscheibe modulierte Lichtstrom wird durch den SEV in ein elektrisches Signal verwandelt, das nun am Oszillographen sichtbar gemacht werden kann und aus dem die Modulation in Abhängigkeit von der gleichzeitig von PH_1 registrierten Ortsfrequenz, d.h. die MÜF bereits aufgenommen werden kann.

Eine größere Meßgenauigkeit bei der Bestimmung der MÜF läßt sich unter den gegebenen Verhältnissen (kurze Meß-

zeit, geringer Lichtstrom) jedoch erreichen, wenn das elektronische Signal zusammen mit dem aus der Photodiode stammenden Referenzsignal des idealen Punktbilds verstärkt, die entstehende Wechselspannung synchron zum Referenzsignal gleichgerichtet, und die nach Tiefpaßfilterung entstehende Gleichspannungskomponente aufgenommen wird (/11/). Bei diesen Messungen wurde ein dazu von U. Miller (/22/) entwickeltes Gerät benützt. Das mit Hilfe eines Oszillographen bzw. eines Lichtschreibers (Galvomat) registrierte Signal ergibt nach Normierung die Übertragungsfunktion des gesamten Abbildungssystems (vgl. Abb.7). Die zur Normierung nötige Ortsfrequenz 0 per/grad, die nicht gemessen werden kann, muß durch Extrapolation gewonnen werden.

Aus der MÜF der gesamten Anordnung läßt sich dann die MÜF der Netzhaut mit Hilfe des Multiplikationstheorems(2) nach der Gleichung

$$D_{\text{Netzh.}} = \frac{D_{\text{ges.}}}{D_{\text{App.}}}$$

berechnen. $D_{\text{App.}}$ bezeichnet dabei die MÜF der Apparatur ohne Netzhaut.

Hierbei ist zu beachten, daß die Sektorenscheibe nicht die in Gleichung (1) geforderte cos-förmige sondern eine rechteckförmige Lichtmodulation bewirkt. Diese Tatsache führte zu einer nötigen Korrektur der erhaltenen Übertragungsfunktionen. Für die verwendete elektronische Darstellung der MÜF ergibt sich nach (/11/)

$$D(u) = \frac{1}{4} g(u) - \frac{1}{9} g(3u) + \frac{1}{25} g(5u) - \dots$$

wenn mit $g(u)$ die Amplitude des gleichgerichteten Signals bezeichnet wird.

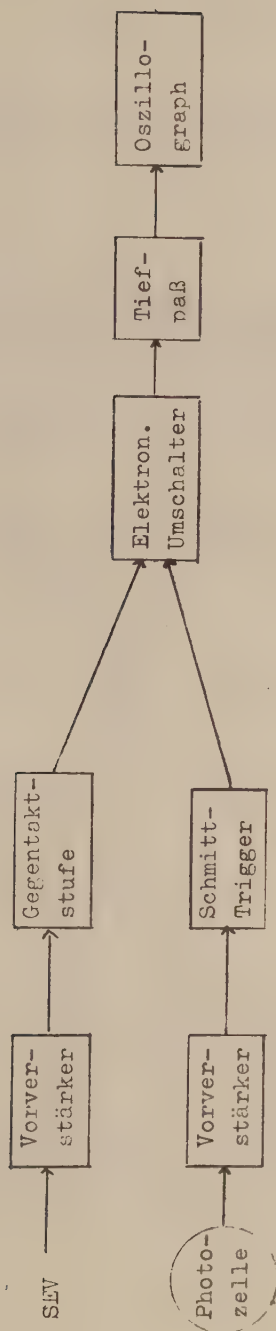


Abb. 7 Blockschaltbild der verwendeten Elektronik

3.2.5. Perfusionskammer und Messung des Elektoretinogramms

Um Degenerationerscheinungen der isolierten Netzhaut zu vermeiden, wurde die Netzhaut während der Versuchsdauer mit der beschriebenen Nährflüssigkeit umspült. Zur Überprüfung der Lebenstätigkeit der Netzhaut wurde während der Messungen jeweils das Elektoretinogramm (ERG) aufgenommen.

Hierzu wurde die Netzhaut in eine Perfusionskammer aus Plexiglas, deren Querschnitt schematisch in Abb. 8 dargestellt ist, gegeben. Zur Aufnahme des ERGs erwies es sich am günstigsten, die Netzhaut zwischen zwei Perlonnetze (Fadenstärke 50 μ , Maschenweite ca. 400 μ) zu bringen und die beiden Netzhalterungen miteinander zu verschrauben. Die Tiefe der durchströmten Kammer beträgt dabei etwa 10 mm, die Umströmungsgeschwindigkeit etwa 4 ml/min. Das bei Belichtung der Netzhaut entstehende Summenpotential wird mit einer stabförmigen und einer ringförmigen Platin-Iridium-Elektrode abgenommen. Die Verstärkung der Signale erfolgt dann durch einen Gleichstromverstärker (Tönnies, Verstärkung 1000-fach, Kopplungszeit 1 s). Anschließende Registrierung geschieht mit nochmaliger Verstärkung auf einem Speicheroszillographen bzw. Lichtschreiber. Verstärker und Perfusionskammer befinden sich zur Abschirmung von Brumm- und Rauschsignalen in einem Faradayschen Käfig.

Zur Justierung der Netzhaut im optischen Strahlengang kann die gesamte Perfusionskammer mit Hilfe eines

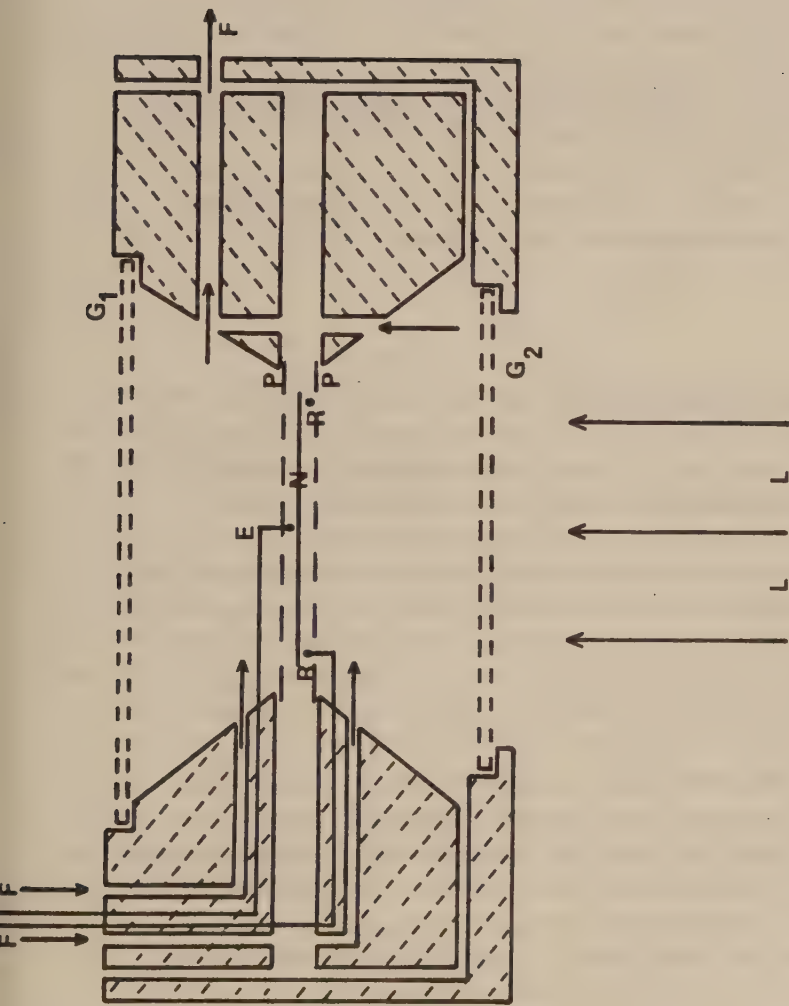


Abb. 8

Perfusionskammer

L Lichteinfall, N Netzhauf, F Nährlösung, P Perlonnetze, E Stabelektrode,

R Ringelektrode, G₁, G₂ Glasscheiben

Mikromanipulators in 3 Dimensionen verschoben werden (Einstellgenauigkeit etwa 2μ bzw. 200μ). Durch eine zusätzliche Einrichtung kann die Netzhaut gekippt um die optische Achse gedreht werden. Bei allen Versuchen erfolgte die Beleuchtung der Retina wie beim Auge in situ von der cornealen Seite.

Die in der Abb. 8 mit G_2 bezeichnete entfernbare Glasplatte wurde bei den in Abschnitt 4.2. beschriebenen Versuchen verwendet. Für die unter 4.4. dargestellten Experimente wurden beide Glasplatten G_1 und G_2 entfernt und dafür die Perfusionskammer in ein zusätzliches fest montiertes Gefäß gebracht (vgl. Abb. 6).

Ein Nachteil der Perlonnetze und der Elektroden im Strahlengang besteht in der Verschlechterung der optischen Abbildung, die sich in einem schnelleren Abfall der MÜF der Apparatur zeigt, wobei insbesondere bei Verwendung mit polarisiertem Licht die Möglichkeit nicht-linearer Verfälschungen nicht von vornherein auszuschließen waren. Deshalb wurde in einem Teil der Versuche die Netzhaut ohne halternde Netze zwischen zwei konisch durchbohrte Plexiglashalter, ähnlich den in Abb. 8 dargestellten, gepreßt, so daß die Netzhaut nur am Rande festgehalten wurde.

Die beleuchtbare Netzhautfläche verkleinert sich dabei allerdings gegenüber der vorhin beschriebenen Methode. Bei einer Halterung ohne Perlonnetze war die Registrierung eines ERGs kaum möglich, da hier offensichtlich wegen der fehlenden elektrostatischen Abschirmung durch die Netze und der zum Druckausgleich in der Perfusionskammer benötigten hydrostatischen Verbindung durch die stark elektrolytische Lösung ein zu großer Kurzschlußstrom fließt.

4. Messungen

4.1. Winkelverteilung der transmittierten Lichtkomponente bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

4.1.1. Meßergebnisse

Die Deformation eines Parallellichtbündels durch die Netzhaut wird nach Abb. 2 aus dem Punktbild in der Brennebene des anschließenden Objektivs bestimmt.

Aus Untersuchungen des im Auge reflektierten Lichts geht hervor, daß sich die Netzhaut nicht wie lange angenommen wie ein Lambert-Reflektor verhält, sondern daß eine Vorzugsrichtung der Winkelverteilung (/14,23/) und weitgehende Erhaltung des Polarisationszustandes (/11,24,25/) bei der Reflexion besteht.

In den folgenden Versuchen werden daher bei Einstrahlung von linear polarisiertem Licht die unter Erhaltung des Polarisationszustandes transmittierte Lichtkomponente (entsprechend paralleler Stellung der Polarisatoren P und A in Abb. 2) und die depolarisierte Komponente (bei gekreuzter Stellung von P und A) getrennt analysiert.

Die Abb. 9-13 zeigen die an verschiedenen Netzhäuten bei Variation der Wellenlänge des eingestrahltten Lichts und der beleuchteten Netzhautfläche aufgenommenen Modulationsübertragungsfunktionen der beiden Lichtkomponenten. Die angegebenen Ortsfrequenzen sind dabei jeweils die Anzahl der Perioden pro Grad des Winkels, unter dem das Lichtbündel die Netzhaut verläßt. Sie lassen sich (vgl. Abb.3) aus einer einfachen geometrischen Berechnung aus der Anzahl der Perioden im Punktbild auf der Sektorenscheibe ermitteln.

Bei der in Abb. 9 dargestellten Versuchsreihe liegt die Netzhaut zwischen den oben beschriebenen Perlonnetzen. Die Breite des Lichtbündels wurde so gewählt, daß der größte Teil der aus der hinteren Bulbusschale des Frosch-
auges präparierten Netzhautfläche ausgeleuchtet wurde. Unter Berücksichtigung des Schattens, den die Netze erzeugen, ergibt sich eine beleuchtete Fläche von ca. 21mm^2 .

Die folgenden Abbildungen 10-13 entsprechen Messungen an Netzhäuten, die frei durchstrahlt wurden, wobei die ausgeleuchtete Fläche zwischen $7,1$ und $19,6\text{ mm}^2$ variiert wurde. Dabei zeigt sich zumindest für die depolarisierte Komponente ein rascher Abfall der Modulation mit der Ortsfrequenz, wenn man zu kleinerem Durchmesser des beleuchteten Netzhautareals übergeht.

Um zu prüfen, wie weit der zunnächst zufällig festgestellte Zusammenhang individuellen Schwankungen der Präparate unterworfen ist, wurde in einem Testversuch die jeweils auf ein und dieselbe Netzhaut treffende Lichtbündelbreite systematisch variiert. Ein n Vergleich zwischen den an ein und derselben Netzhaut und den Abb. 9-13 gefundenen Ergebnissen zeigt Abb. 14, in der die Abhängigkeit der Modulation für die Ortsfrequenz 0,05 per/Grad von der beleuchteten Netzhautfläche dargestellt ist.

Eine Bemerkung sei zur Meßgenauigkeit gemacht. Die Standardabweichung der Modulation wächst mit der Ortsfrequenz und liegt bei den höchsten angegebenen Frequenzen nach Mittelung über ca. zehn Werte bei etwa $\pm 0,03$. Bei noch höheren Ortsfrequenzen macht sich insbesondere bei der Fixierung der Retina mittels der Perlonetze eine relativ schnell wachsende Verschlechterung der Apparate-MÜF bemerkbar. Die Übertragungsfunktionen wurden bis zu einer Ortsfrequenz entsprechend obiger Schwankungen ausgewertet. Die Auswertung der Meßergebnisse erfolgte mit einem elektronischen Rechner (PdP 11).

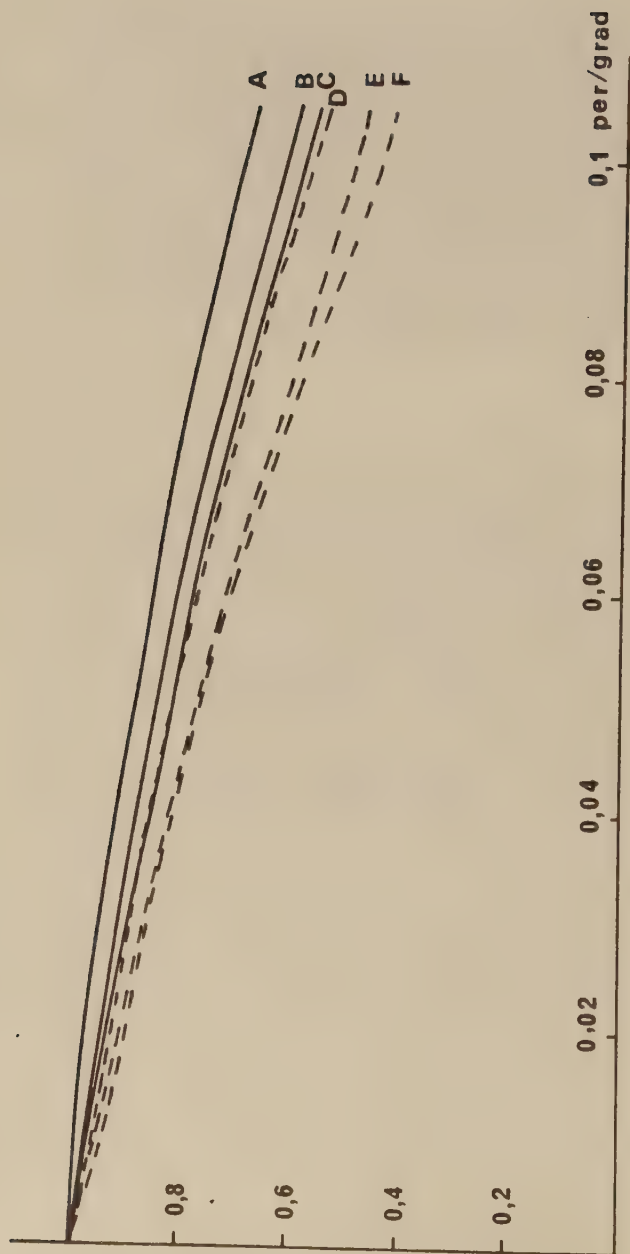


Abb. 9 Modulationsübertragungsfunktion bei paralleler Beleuchtung; beleuchtete Netzhaufäche 21,1 mm²; Netzhauf zwischen Perlonnetzen

A	pol. Komponente 505 nm	D	depol. Komponente 505 nm
B	pol. Komponente 549 nm	E	depol. Komponente 549 nm
C	pol. Komponente 591 nm	F	depol. Komponente 591 nm

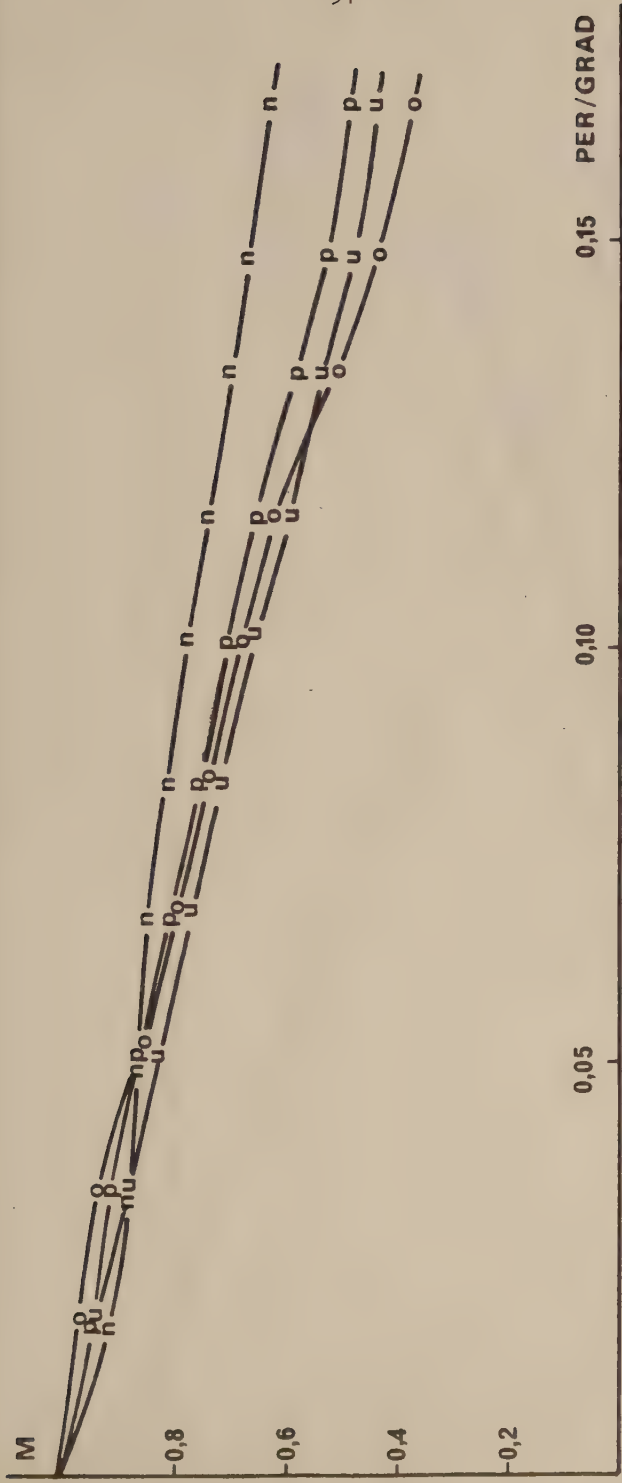


Abb. 10 MUF, polarisierte Komponente bei paralleler Beleuchtung; 19,6 bzw. 9,9 mm² Netzhautfläche
p: 505 nm, 19,6 mm²; n: 505 nm, 9,9 mm²; u: 549 nm, 19,6 mm²; o: 591 nm, 19,6 mm²

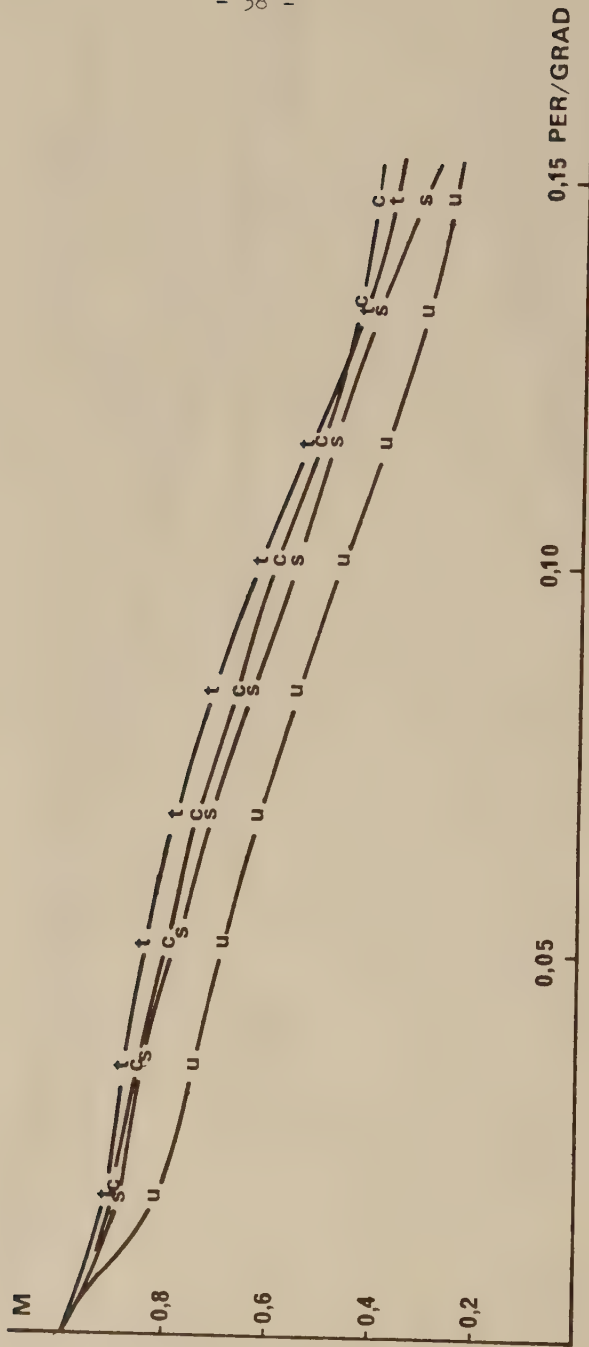


Abb. 11 MUF, depolarisierte Komponente bei paralleler Beleuchtung; 19,6 bzw. 9,9 mm² Netzhautfläche
 t: 505 nm, 19,6 mm²; u: 505 nm, 9,6 mm²; c: 549 nm, 19,6 mm²; s: 591 nm, 19,6 mm²

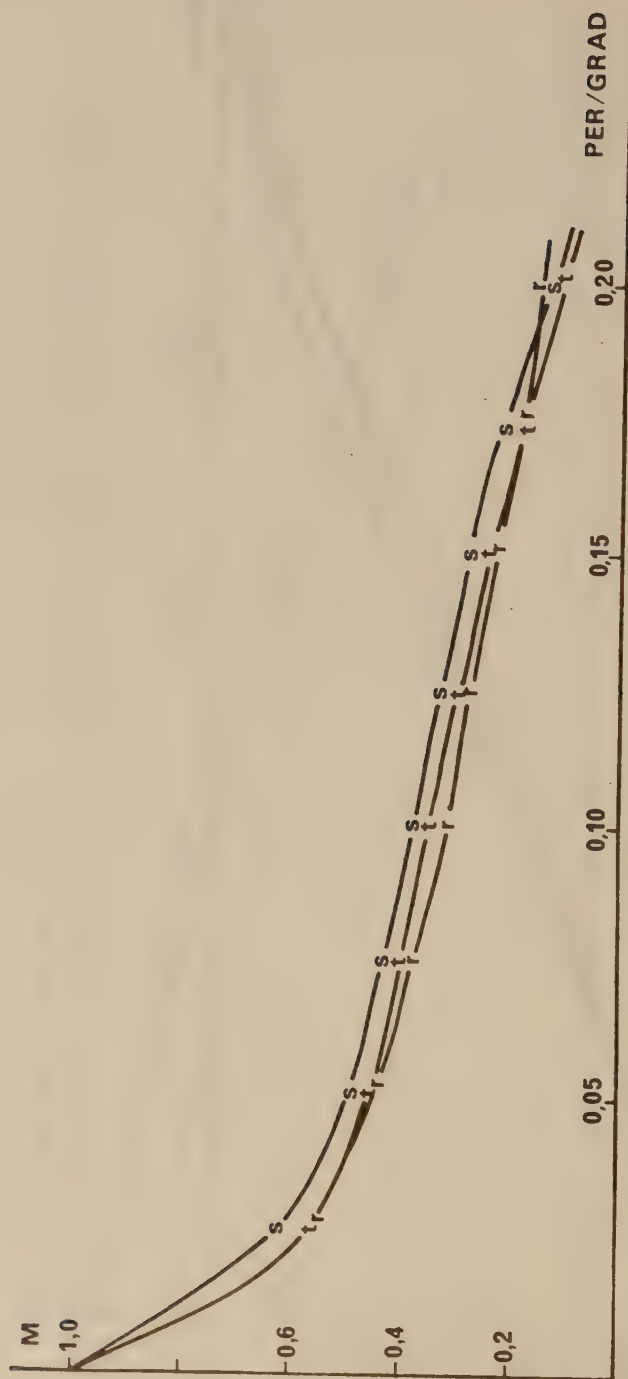


Abb. 13 MUF, depolarisierte Komponente bei paralleler Beleuchtung, Netzhautfläche $7,1 \text{ mm}^2$
 t : 505nm; s : 549nm; r : 591 nm

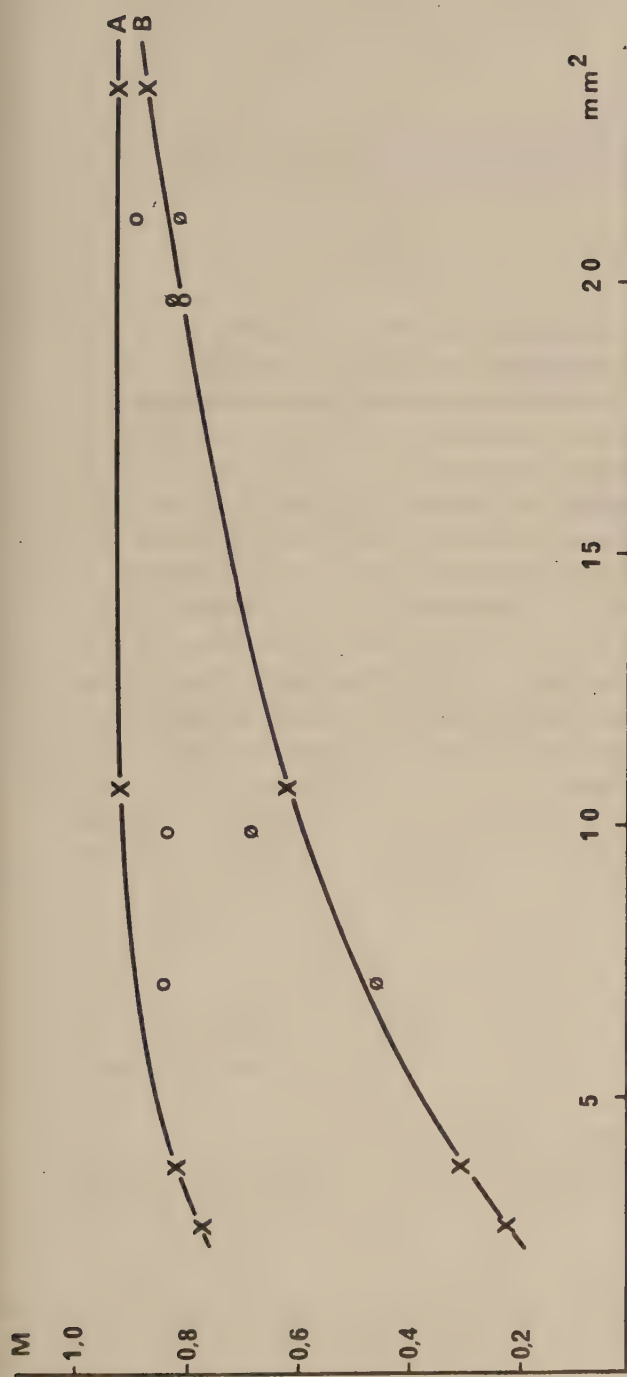


Abb. 14 Modulation für die Ortsfrequenz 0,05 per/grad in Abhängigkeit von der beleuchteten Netzhauffläche
A (polarisierte Komponente) und B (depolarisierte Komponente) an einer Netzhaut gemessen
o (polarisierte Komponente) und ø (depolarisierte Komponente) an verschiedenen Netzhäuten gemessen (vgl. Abb. 9-13)

4.1.2. Auswertung und Diskussion der Meßergebnisse

Die gemessenen Übertragungsfunktionen beschreiben nach Gleichung (1) die Intensitätsverteilung des in der Brennebene des Objektivs erzeugten Punktbilds und gestatten damit eine Berechnung der Winkelverteilung des aus der Netzhaut austretenden Lichts.

Zur Ermittlung des Punktbilds aus der MÜF muß das Integral in dieser Gleichung ausgewertet werden. Dies kann durch Näherungsverfahren geschehen (/16/). Hier erweist es sich als günstiger, die Meßkurven nach Gleichung (3) mit Hilfe der Pupillenfunktion des Systems auszuwerten, wobei zunächst Annahmen über das System gemacht werden, deren Richtigkeit sich durch Vergleich der theoretisch und experimentell gefundenen Modulationsübertragungsfunktion überprüfen läßt.

4.1.2.1. Winkelverteilung der polarisiert transmittierten Lichtkomponente

In den Abbildungen 9-13, in denen die experimentell bestimmten Übertragungsfunktionen der polarisiert und depolarisiert transmittierten Lichtkomponente dargestellt sind, zeigt sich, daß zumindest die MÜF für die unter Erhaltung des Polarisationszustands transmittierten Komponenten eine Gestalt besitzen, wie sie bei der Beugung an einer kreisförmigen Pupille bzw. an einer statistischen Verteilung gleichartiger kreisförmiger Pupillen auftritt.

Im folgenden wird deshalb eine Anpassung der experimentellen Kurven durch Übertragungsfunktionen für die Beugung an einer unregelmäßigen Verteilung kreisförmiger Öffnungen durchgeführt, wobei die sich ergebenden Durchmesser der Öffnungen von etwa 10μ (vgl. Tab. 2) mit den Rezeptordurchmessern identifiziert werden.

Setzt man in Gl. (3) für die Pupillenfunktion eine Gleichung der Form

$$G = \begin{cases} \text{const. innerhalb der Pupille} \\ 0 \quad \text{außerhalb der Pupille} \end{cases}$$

ein, so ergibt sich mit reduzierten Koordinaten für die

MÜF des Systems, das nur der Beugung an einer kreisförmigen Pupille unterworfen ist

$$D(w) = \frac{2}{\pi} \left\{ \arccos \frac{w}{2} - \frac{w}{2} \sqrt{1 - \left(\frac{w}{2}\right)^2} \right\} \quad (4)$$

mit $D'(w) = 0$ für $w \geq 2$.

Die zugehörige Intensitätsverteilung in der Bildebene des Systems lautet dann

$$d(r') = 4\pi \left\{ \frac{J_1(2\pi r')}{2\pi r'} \right\}^2 \quad (5)$$

mit der ersten Nullstelle bei $2 r' = 3,83$ ($/16/$). J_1 bezeichnet dabei die Besselfunktion erster Art und erster Ordnung.

Zwischen der reduzierten Ortsfrequenz w und der geometrischen Ortsfrequenz u , die bei der Messung verwendet wurde, besteht dabei der proportionale Zusammenhang:

$$w = k u . \quad (6)$$

Analog gilt für die reduzierte Ortskoordinate r' und den in geometrischen Einheiten gemessenen Austrittswinkel, unter dem das parallele Lichtbündel die Netzhaut verläßt:

$$r' = \xi / k . \quad (7)$$

k ist dabei derselbe Proportionalitätsfaktor wie in G. (6).

Somit erhält man für die MUF der Netzhaut

$$D(u) = \frac{2}{\pi} \left\{ \arccos \frac{ku}{2} - \frac{ku}{2} \sqrt{1 - \left(\frac{ku}{2}\right)^2} \right\} \quad (4')$$

und für die Winkelverteilung der Lichtintensität nach Verlassen der Netzhaut

$$I(\epsilon) = 4u \left\{ \frac{J_1(2\pi\epsilon/k)}{2\pi\epsilon/k} \right\}^2 \quad (5')$$

k ergibt sich aus dem Vergleich der Nullstellen von Gl.(4) und Gl. (4') zu $k = 2/u_{\max.}$, wenn mit $u_{\max.}$ die maximal übertragene Ortsfrequenz bezeichnet wird.

Zur Überprüfung der Gültigkeit der Gleichung (4') für die gemessenen Übertragungsfunktionen wurde eine graphische Anpassung durch Kurven der Gl. (4') durchgeführt, wobei k so gewählt wurde, daß in dem angegebenen Frequenzbereich eine möglichst gute Übereinstimmung zwischen berechneten und gemessenen Werten erhalten wurde. Aus der theoretischen Kurve kann dann nach Gl. (4') die experimentell nicht genau bestimmbare maximale Ortsfrequenz ermittelt werden. Einen Vergleich zwischen den für die polarisierte Komponente ermittelten Übertragungsfunktionen und

den nach Gl. (4') berechneten Funktionen zeigen die Abb. 15,16 sowie die Tab. 1. Die in Tabelle 1 angegebene Abweichung der Modulation wurde nach der Formel (/26/)

$$A = \sqrt{\frac{\sum (\eta_{exp} - \eta_{theo})^2}{n(n-1)}} \quad (7)$$

mit $n = 20$ ermittelt.

Die Anpassung wurde dabei jeweils für die bei Bestrahlung mit Licht der Wellenlänge 505 nm erhaltenen Übertragungsfunktionen durchgeführt. Die Wellenlänge 505 nm entspricht etwa dem Maximum der spektralen Sensitivität des dunkeladaptierten Froschauges, das nach (/27/) bei 507 nm liegt. Die hier gemessenen Modulationsübertragungsfunktionen zeigen dabei keine eindeutige Abhängigkeit von der Wellenlänge, wobei die Unterschiede in den Modulationen in der Größenordnung der Meßgenauigkeit liegen.

Damit läßt sich die Winkelverteilung der durch die Netzhaut transmittierten polarisierten Lichtkomponente nach G. (5') bestimmen.

Die Nullstelle der Gleichung (5'), entsprechend dem ersten Beugungsminimum, ergibt sich dabei für einen Winkel von

$$\xi_0 = 1,22 / u_{max}. \quad (8)$$

In den Abb. 20-22 sind die so gewonnenen und für $\epsilon = 0^\circ$ auf 1 normierten Intensitätsverteilungen dargestellt.

Eine Diskussion dieser Intensitätsverteilungen erfolgt zusammen mit den im folgenden ermittelten Intensitätsverteilungen der depolarisiert transmittierten Lichtkomponente.

Tabelle 1 Vergleich zwischen gemessener und berechneter Übertragungsfunktion bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

Nr.	Beleuchtete Netzhautfläche (mm ²)	Komponente	Wellenlänge (nm)	Anpassung nach Gl.:	Abweichung nach Gl. (7)
1	21,1	pol.	505	(4') $k=3,08^{\circ}$	0,00875
2	21,1	pol.	549	(4') $k=3,78^{\circ}$	0,00815
3	21,1	pol.	591	(4') $k=3,95^{\circ}$	0,00815
4	19,6	pol.	505	(4') $k=4,33^{\circ}$	0,00910
5	9,9	pol.	505	(4') $k=3,34^{\circ}$	0,00700
6	7,1	pol.	505	(4') $k=5,39^{\circ}$	0,00590
7	21,1	depol.	505	(4') $k=5,00^{\circ}$	0,00790
8	21,1	depol.	549	(4') $k=5,49^{\circ}$	0,00895
9	21,1	depol.	591	(4') $k=5,72^{\circ}$	0,00830
10	19,6	depol.	505	(4') $k=6,00^{\circ}$	0,01090
11	9,9	depol.	505	(4'') $c_1=0,80$ $c_2=0,10$ $G_1=0,1010$ per/grd $G_2=0,0093$ per/grd	0,00475
12	7,1	depol.	505	(4'') $c_{1,}=0,53$ $c_{2,}=0,47$ $G_1=0,1175$ per/grd $G_2=0,0115$ per/grd	0,00725

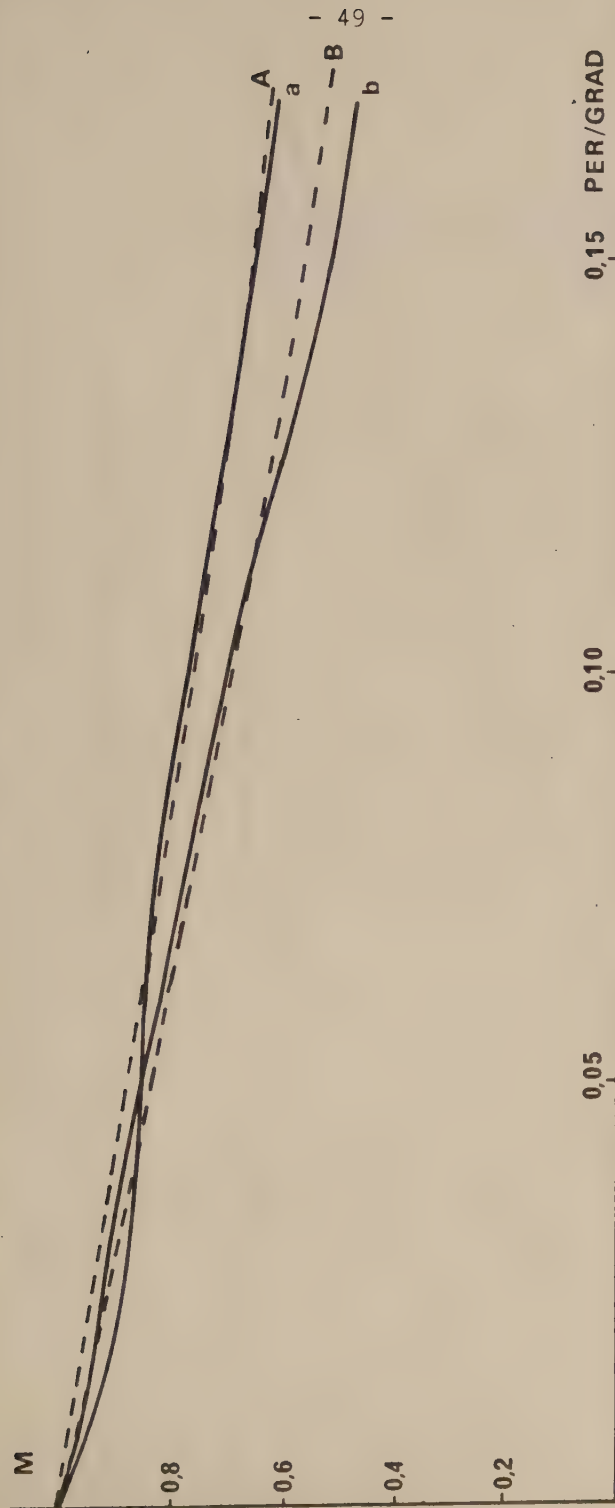


Abb. 15 Gemessene und nach Gl. (4') berechnete MUF; polarisierte Komponente, 19,6 bzw. 9,9 mm² Netzhautfläche
 A: Gemessen, 9,9 mm²; a: berechnet, 9,9 mm²
 B: Gemessen, 19,6 mm²; b: berechnet, 19,6 mm²

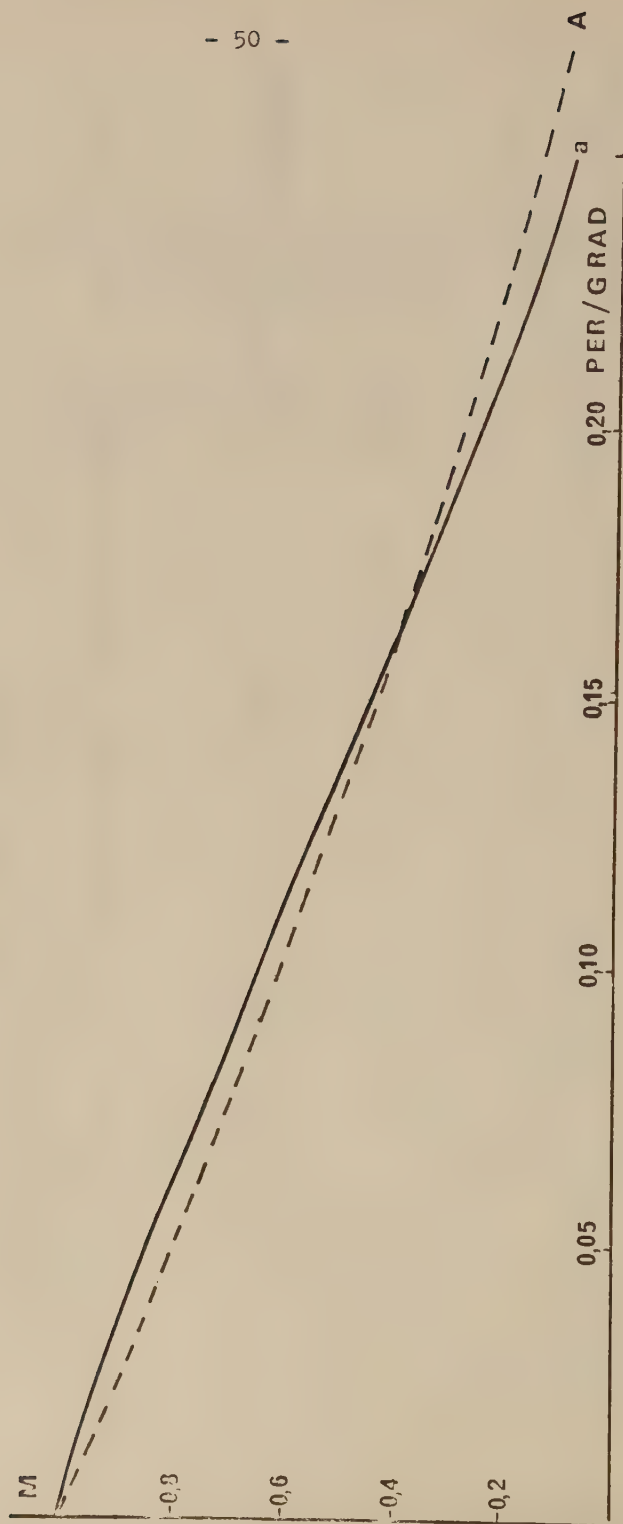


Abb. 16 Gemessene und nach Gl. (4') berechnete MUF; polarisierte Komponente, $7,1 \text{ mm}^2$
Netzhautfläche
a: Gemessen; A: berechnet

4.1.2.2. Winkelverteilung der depolarisiert transmittierten Lichtkomponente

Bezüglich der depolarisierten Komponente läßt sich die Anpassung der experimentell gefundenen MÜF durch Gl. (4) weniger gut durchführen, insbesondere wenn man zu kleinerem Durchmesser des beleuchteten Netzhautareals übergeht. Eine gute Übereinstimmung erhält man jedoch, wenn die Pupillenfunktion und damit auch die MÜF durch additive Überlagerung zweier Gaußverteilungen dargestellt werden.

Diese Überlagerung entspricht dabei zwei Klassen unscharf begrenzter Pupillen, für die in Abschnitt 4.1.2.3. formal ein Durchmesser entsprechend der doppelten Streubreite der Gaußverteilungen angenommen wird. Dabei ergeben sich Werte von etwa 8 bzw. 1μ , die in der Größenordnung der Durchmesser der Innenglieder der Rezeptoren bzw. der den Rezeptoren vorgelagerten Nervenzellen liegen.

Es sei

$$D(u) = \frac{c_1}{\sqrt{2\pi} \sigma_1} e^{-\frac{u^2}{2\sigma_1^2}} + \frac{c_2}{\sqrt{2\pi} \sigma_2} e^{-\frac{u^2}{2\sigma_2^2}} \quad (4'')$$

$$= c_1' e^{-\frac{u^2}{2\sigma_1'^2}} + c_2' e^{-\frac{u^2}{2\sigma_2'^2}}$$

wobei mit u die in natürlichen Koordinaten gemessene Ortsfrequenz bezeichnet ist.

Nach Gl. (1) ergibt sich für die Winkelverteilung der Intensität

$$I(\xi) = c_1 e^{-2\sqrt{\epsilon_1} \xi^2} + c_2 e^{-2\sqrt{\epsilon_2} \xi^2} \quad (5'')$$

mit den Streubreiten

$$\sigma_1^2 = 1/2\sqrt{\epsilon_1}, \quad \sigma_2^2 = 1/2\sqrt{\epsilon_2}$$

ξ ist dabei wieder der in natürlichen Koordinaten gemessene Austrittswinkel, unter dem das Licht die Netzhaut verläßt.

$I(\xi)$ setzt sich demnach ebenfalls aus zwei Gaußverteilungen zusammen, wobei sich die Konstanten c_1 und c_2 sowie die Streuungen σ_1^2 und σ_2^2 aus der Anpassung an die experimentelle MÜF gewinnen lassen.

In den Abb. 20-22 sind die Winkelverteilungen der depolarisierten Komponente zusammen mit der depolarisierten Komponente für die ungehindert beleuchtbare Netzhaut dargestellt, wobei die Intensität für $\xi = 0^\circ$ wieder auf 1 normiert wurde. Der Absolutwert der depolarisierten Komponente beträgt dabei etwa 4% der der polarisierten Komponente (vgl. Abschnitt 4.2.).

Abb. 17-19 zeigen die nach Gl. (4'') berechneten und die bei Bestrahlung mit 505 nm gemessenen Übertragungsfunktionen

der depolarisiert transmittierten Lichtkomponente. Die Abweichung der Anpassung bzw. die maximal übertragene Ortsfrequenz finden sich in Tab. 1 bzw. Tab. 2.

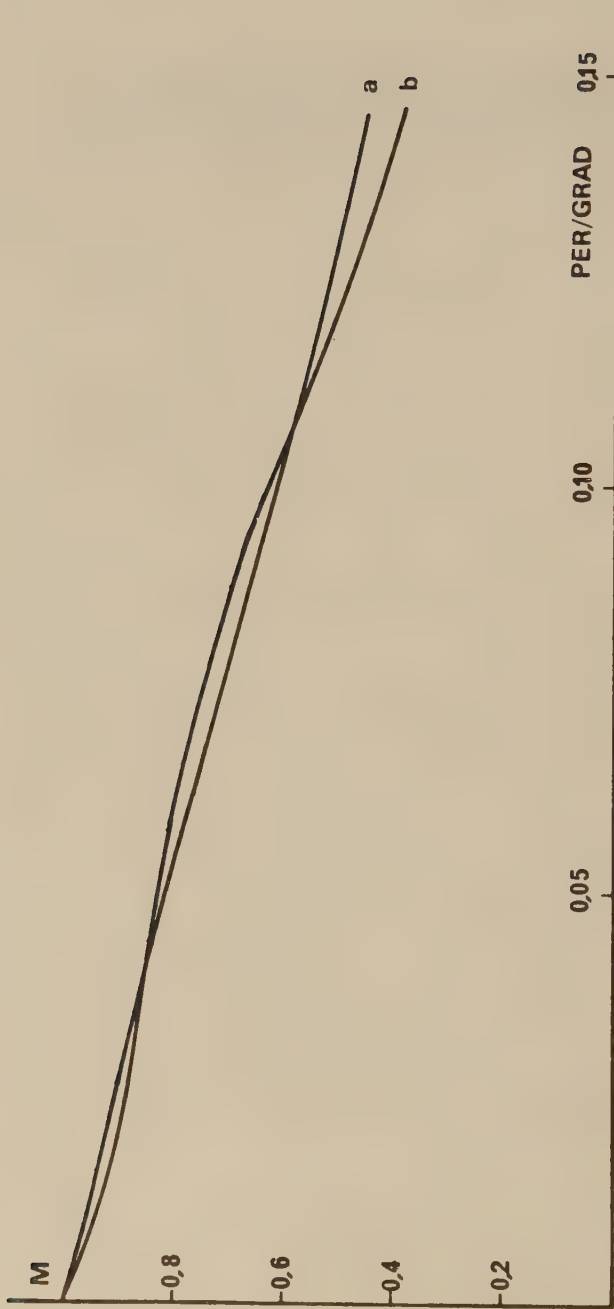


Abb. 17 Gemessene und nach Gl. (4') gemessene MUF; depolarisierte Komponente, $19,6 \text{ mm}^2$
 Netzhautfläche
 a: berechnet; b: gemessen

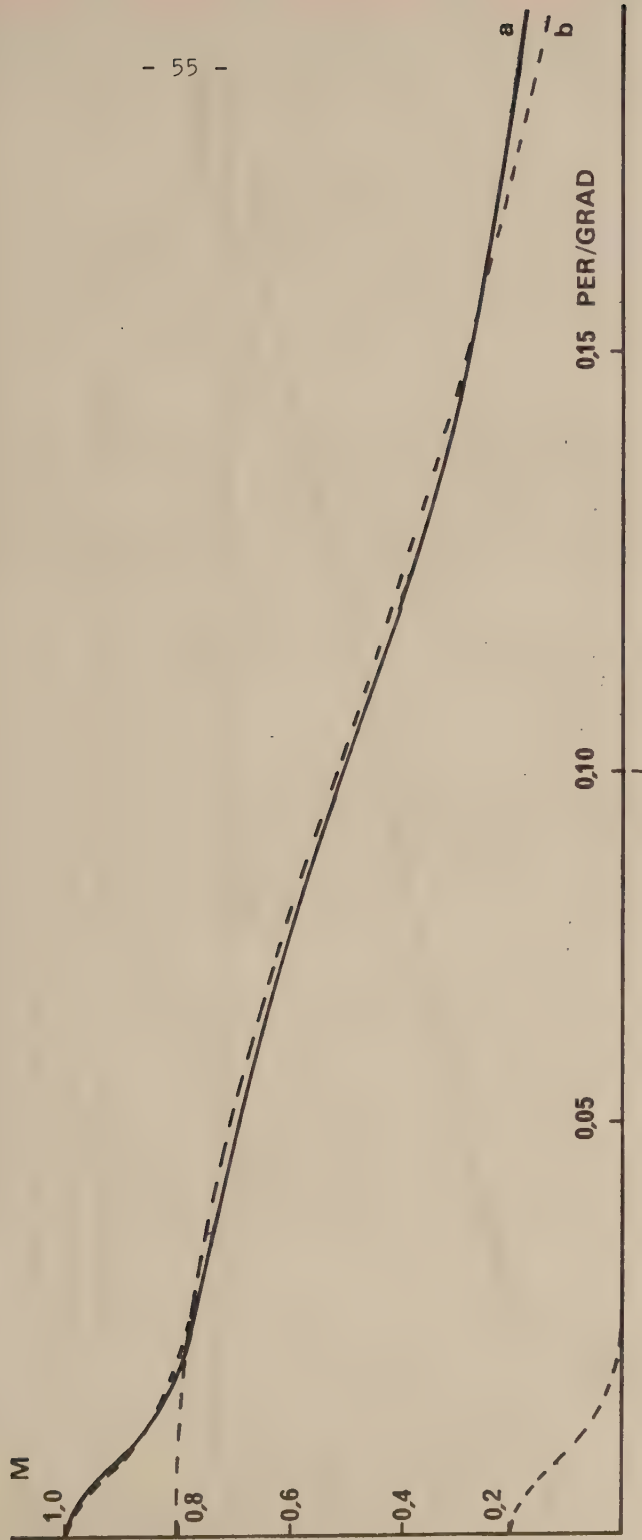


Abb. 18 Gemessene und nach Gl. (4'') berechnete MÜF; depolarisierte Komponente, $9,9 \text{ mm}^2$
 Netzhautfläche
 a: gemessen; b: berechnet

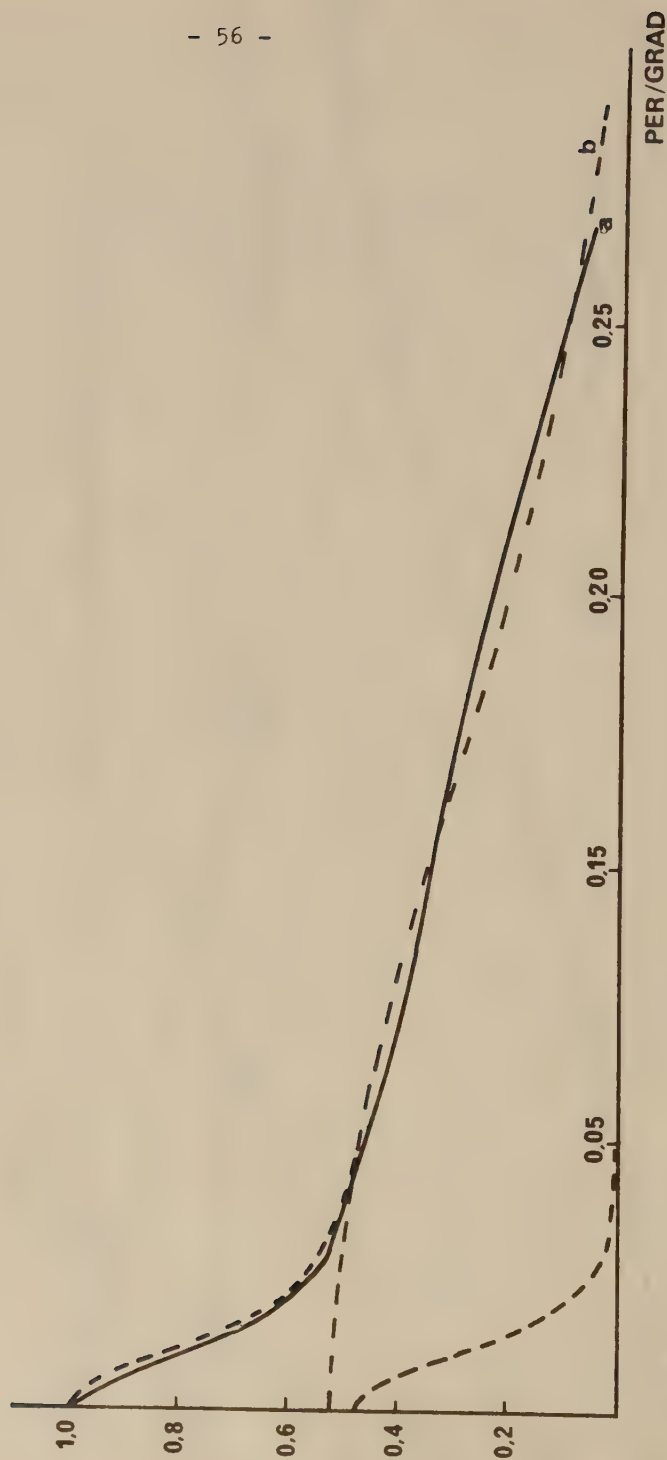


Abb. 19 Gemessene und nach Gl. (4'') berechnete MÜF; depolarisierte Komponente $7,1 \text{ mm}^2$
 Netzhautfläche
 a: gemessen; b: berechnet

4.1.2.3. Diskussion der Ergebnisse

Aus den gewonnenen Ergebnissen kann auf die beugenden Strukturen in der Netzhaut geschlossen werden.

Berechnet man für die polarisierte Komponente nach der bei der Fraunhoferschen Beugung an einer kreisförmigen Pupille geltenden Gleichung (/28/)

$$\sin \epsilon_0 = \frac{1,22 \lambda}{n \cdot d} \quad \epsilon_0 = 1. \text{ Nullstelle der Intensitätsverteilung} \quad (9)$$

mit $\lambda = 505,549$ bzw. 591 nm und $n = 1,34$ (/29/) den Durchmesser d der beugenden Öffnung, so ergeben sich für d Werte zwischen 8 und 14μ (vgl. Tab. 2). Diese Werte stimmen aber recht gut mit den Dimensionen der äußeren Segmente der Zapfen und Stäbchen in der Froschnetzhaut überein (/30/).

Nimmt man eine unregelmäßige Verteilung (/31/) der Rezeptoren in der Netzhaut an, was beim Frosch ziemlich gut erfüllt ist (/30/), ergibt Gl. (5'') auch die Lichtverteilung des aus einem Rezeptor unter Beibehaltung seines Polarisationszustands austretenden Lichts.

Die polarisierte Komponente verläßt demnach den Rezeptor stark gebündelt, sodaß auch im Fernfeld mehr als 80% der Energie in einem Winkelbereich $3,5^\circ \leq 2\epsilon_0 \leq 6,5^\circ$ verbleibt.

Tabelle 2 Ermittlung der Winkelcharakteristik der Intensität nach paralleler Durchstrahlung der Netzhaut

Nr.	Komponente	$u_{\max.}$ (per/grd)	ξ_0 bzw. $2\theta'$ (grd)	Intensitäts- anpassung durch Gl:	Beugende Öffnung, d bzw. 2ϵ (μ)
1	pol.	0,665	1,84	(5')	14,5
2	pol.	0,529	2,32	(5')	12,5
3	pol.	0,529	2,42	(5')	12,8
4	pol.	0,461	2,65	(5')	10,2
5	pol.	0,598	2,04	(5')	13,1
6	pol.	0,371	3,29	(5')	8,1
7	depol.	0,400	3,05	(5')	8,7
8	depol.	0,364	3,55	(5')	8,45
9	depol.	0,350	3,49	(5')	8,9
10	depol.	0,333	3,67	(5')	7,25
11	depol.I	0,386	3,16	(5'')	8,4
				$c_1=0,98$ $\epsilon_1=1,58^\circ$	
	depol.II	0,036	34,20	$c_2=0,02$ $\epsilon_2=17,10^\circ$	0,83
12	depol.I	0,357	2,71	$c_1=0,92$ $\epsilon_1=1,35^\circ$	9,85
	depol.II	0,044	27,70	$c_2=0,08$ $\epsilon_2=13,85^\circ$	0,95

Führt man eine analoge Rechnung für die depolarisierte Komponente durch und berücksichtigt dabei die inkohärente Überlagerung der beiden Gaußverteilungen, so zeigt sich ein eigenartiger Zusammenhang. Die depolarisierte Komponente setzt sich immer aus einem Anteil zusammen, bei dem ca. 80% der Energie in einem schmalen Bereich $4,0^\circ \leq 2\sigma_1' \leq 5,5^\circ$ gebündelt bleibt und einem relativ homogenen vom Winkel kaum abhängendem Anteil der bei kleinerem Durchmesser der beleuchteten Netzhautfläche fast eine Lambert-Charakteristik zeigt. Für diesen Fall erreicht die zweite Komponente ihren Maximalwert von etwa 10% der ersten Komponente.

Berechnet man formal wie oben die Größe der beugenden Öffnungen ($\epsilon_0 = 2\sigma_1', 2\sigma_2'$), so ergeben sich für die erste Komponente Werte zwischen $2\sigma_1' \approx 7\mu$ und $2\sigma_1' \approx 10\mu$ und für die zweite Komponente $2\sigma_2' \approx 1\mu$ (vgl. Tab. 2). Damit können für die Depolarisation des Lichts zwei Klassen von Strukturen in der Netzhaut verantwortlich gemacht werden. Der größere Teil des depolarisierten Lichtanteil hat seinen Ursprung in den Rezeptoren. Hierfür kommen insbesondere die Mitrichondrien in den Innengliedern der Rezeptoren in Frage, deren Lichtstreuereigenschaften nachgewiesen sind (/8/) . Diesem Lichtanteil wird im Rezeptor entsprechend dem Wellenleitermodell dessen Charakteristik aufgezwungen. Der übrige Teil der depolarisierten Komponente entsteht offensichtlich in den den Rezeptoren vorgelegten Netzhautschichten. Dafür spricht die Tatsache, daß diese Teilkomponente stark zunimmt, je mehr man sich bei der Ausleuchtung der Netzhaut auf einen Bereich be-

schränkt, bei dem der Einfluß der Axons des optischen Nerven immer mehr in Erscheinung tritt. Die polarisierte Komponente wird von diesen Schichten offenbar kaum beeinflusst.

Allgemein zeigt sich, daß bei der Transmission durch die Netzhaut der größte Teil des Lichts in einem schmalen Winkelbereich gebündelt bleibt, und daß nur eine relativ geringe Streuwirkung und damit verbundene Depolarisation in den verschiedenen Netzhautschichten stattfindet. Der Bau der Netzhaut, der sich im Verlauf der Entwicklungsgeschichte gebildet hat, ist dergestalt, daß die Versorgung der Netzhaut von der skleralen Seite her geschieht, während die Nervenzellen, die die optische Information weiterleiten an der cornealen Seite angeordnet sind (/4,5/).

Trifft das Licht auf die Netzhaut in situ, muß es erst die gesamte Verschaltung von Nervenzellen durchlaufen, bevor es in den sehpigmenthaltigen Außengliedern der Rezeptoren physiologisch wirksam werden kann. Die Nervenzellen sind dabei offensichtlich so aufgebaut, daß ihr Einfluß auf die optische Abbildung sehr gering bleibt.

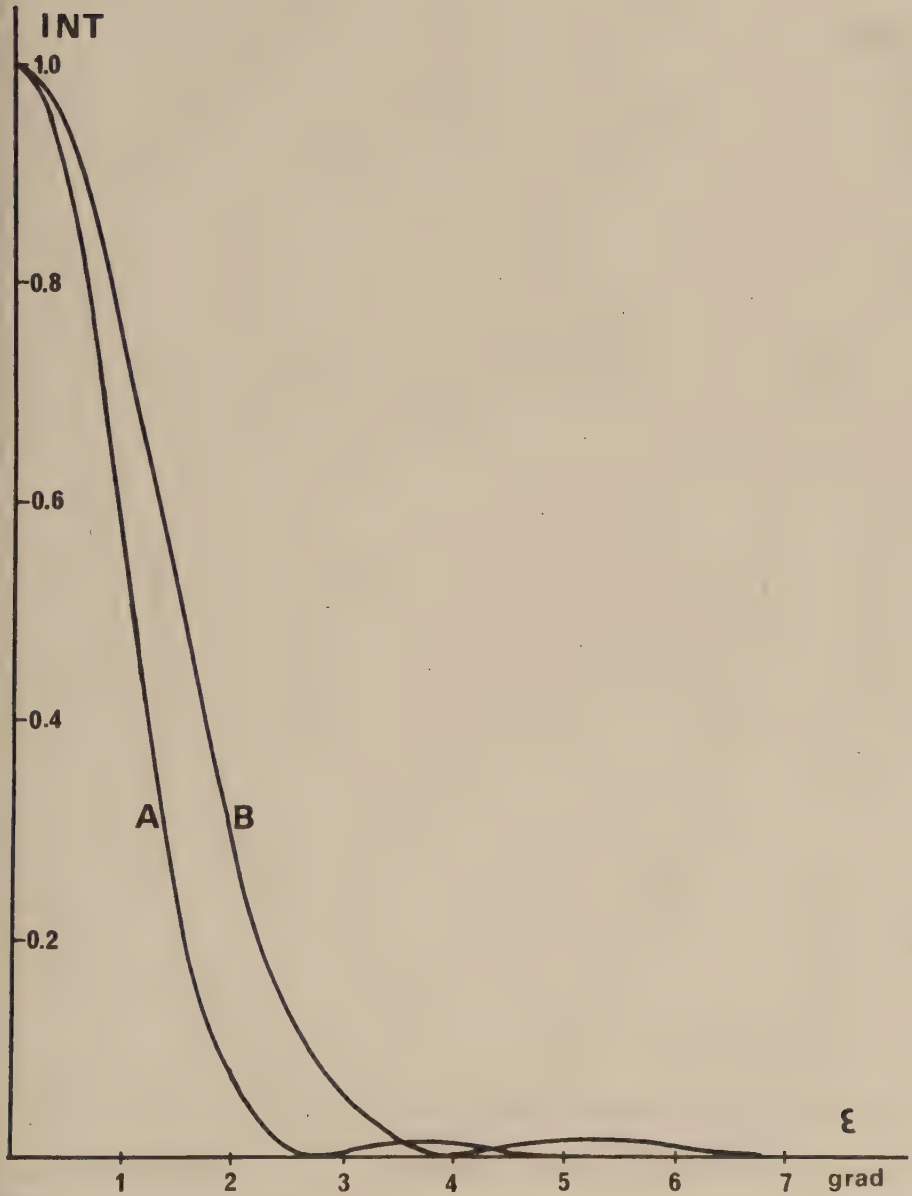


Abb. 20 Winkelverteilung der Intensität an der Rezeptorebene; A pol. transmittierte Komponente, B depol. transmittierte Komponente; Beleuchtung 505 nm, beleuchtete Netzhautfläche 19,6 mm²

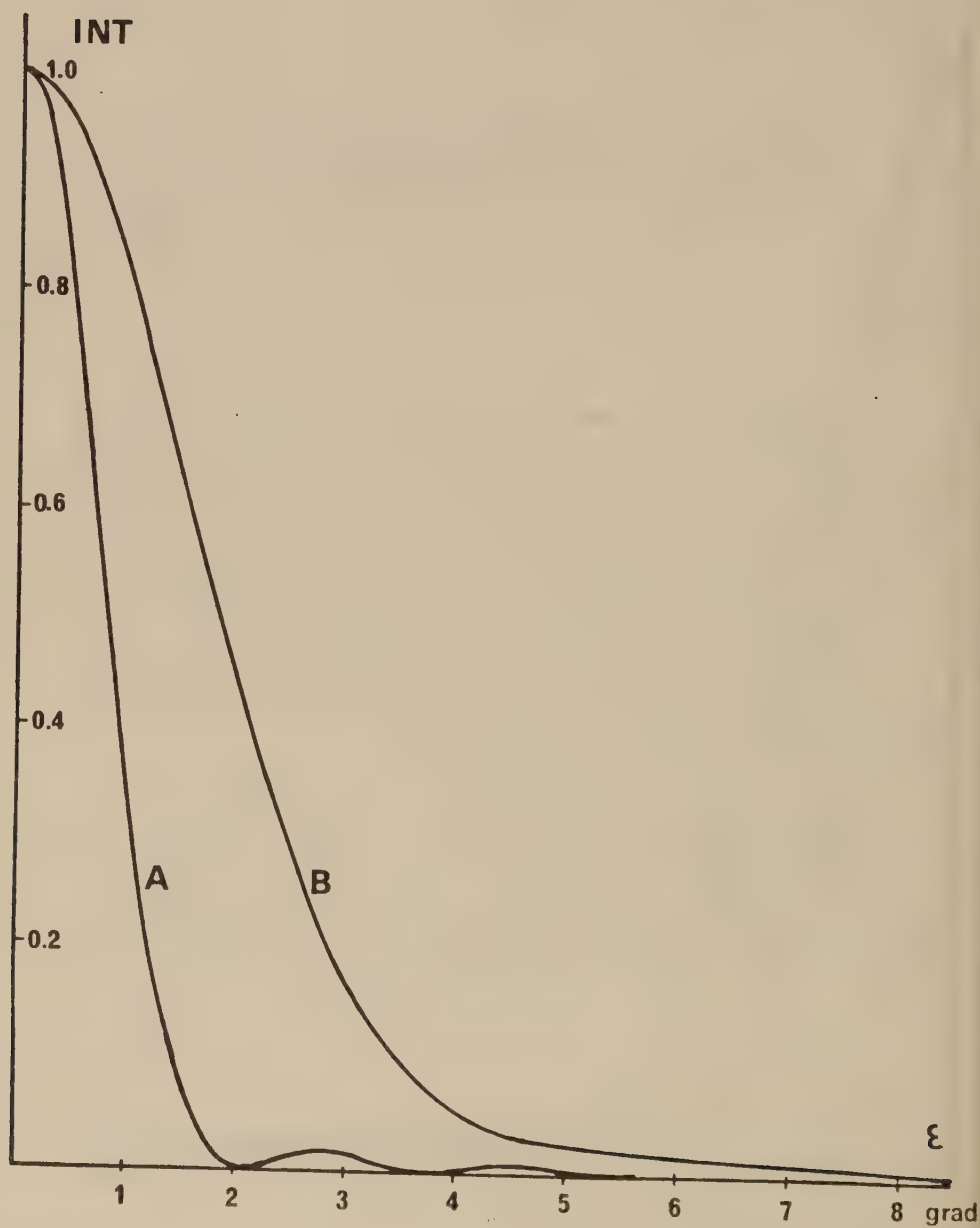


Abb. 21 Winkelverteilung der Intensität an der Rezeptorebene;
A pol. Komponente, B depol. Komponente; Beleuchtung
505 nm, beleuchtete Netzhautfläche 9,9 mm²

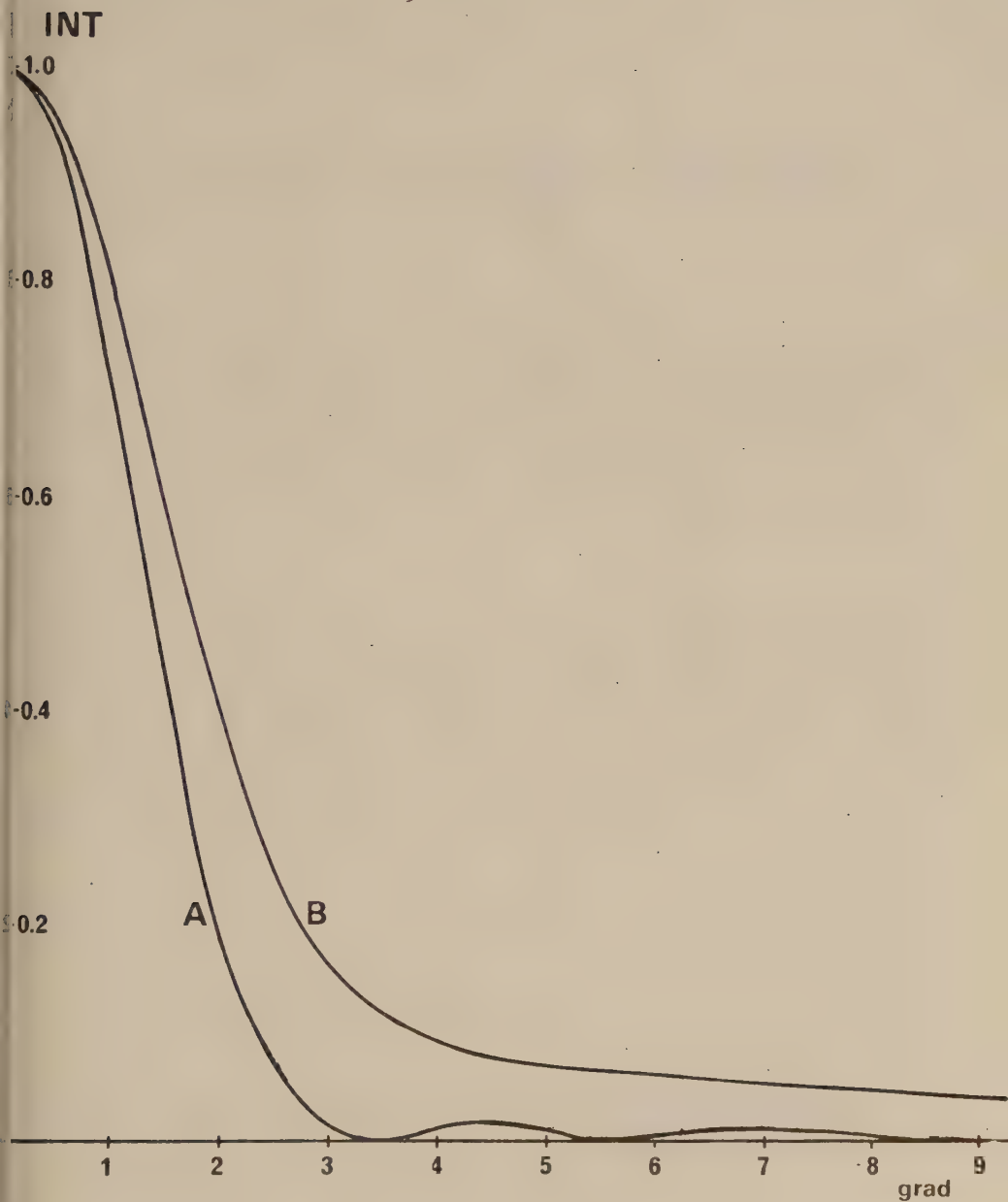


Abb. 22 Winkelverteilung der Intensität an der Rezeptorebene;
A pol. Komponente, B depol. Komponente; Belichtung
505 nm, beleuchtete Netzhautfläche $7,1 \text{ mm}^2$

4.2. Lichtverteilung bei Variation des Einfallswinkels

Bei der parallelen Durchstrahlung der Netzhaut ergab sich eine Vorzugsrichtung der polarisierten und depolarisierten Komponente in der Einfallsrichtung. Es soll jetzt untersucht werden, wie weit diese Vorzugsrichtung erhalten bleibt, wenn der Einfallswinkel der auftreffenden Strahlung verändert wird.

Zu diesem Zweck wurde die Netzhaut um eine Drehachse senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung des Lichts gekippt. Zur Bestimmung der Übertragungsfunktion wurde wieder das Punktbild in der Brennebene des nachfolgenden Objektivs ausgemessen, und zwar an der Stelle (vgl. Abb. 23), an der bei Beibehalten der Fortpflanzungsrichtung das schärfste Punktbild zu erwarten ist (Stellung I) und an der Stelle, an der bei einer Vorzugsrichtung in der Längsachse der Rezeptoren das schärfste Punktbild entstehen sollte (Stellung II).

Das Punktbild in Stellung II wurde dabei qualitativ durch Vergleich der am Oszillographen registrierten Übertragungsfunktionen bei Verschieben des Objektivs O_6 in der Abb. 23 dargestellten Weise für verschiedene Winkelstellungen ermittelt.

Die Drehung erfolgte dabei in einem relativ großen Winkelbereich von $0-20^\circ$. Die beim Kippen der Perfusionskammer

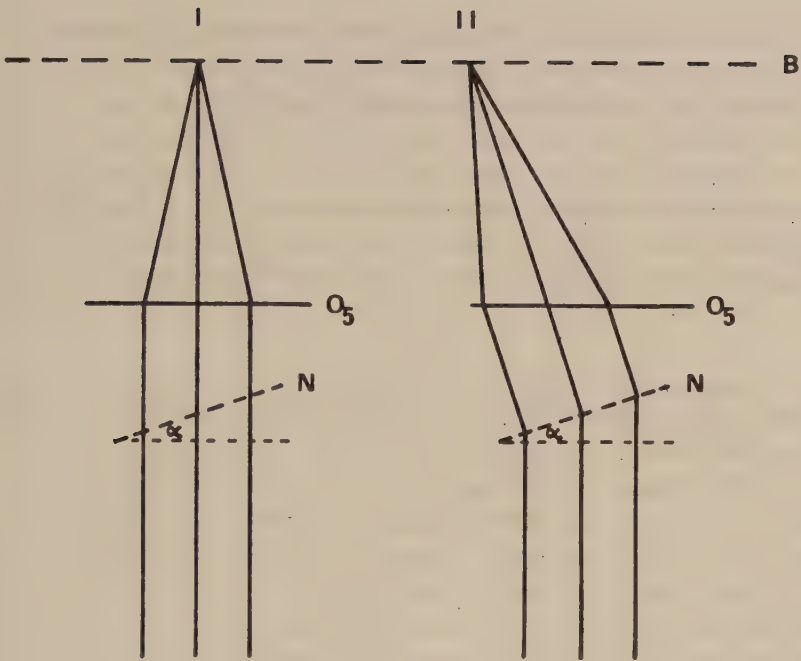


Abb. 23 Stellung I und II bei Variation des Einfallswinkels;
N: Netzhaut
I: Punktbild in der Brennebene B von O₅ bei Vorzugsrichtung in Einfallrichtung
II: Punktbild in Brennebene B von O₅ bei Vorzugsrichtung in Richtung der Längsachse der Rezeptoren
α: Einfallswinkel

entstehende Parallelverschiebung wurde durch Verschieben des Referenzstrahlengangs ausgeglichen, so daß das in der Brennebene des Objektivs entstehende Punktbild und das ideale Punktbild wieder synchron moduliert wurden. Wegen des Dichroismus der Rezeptoren (/32/) wurde bei der Einstrahlung zwischen linear polarisiertem Licht, dessen elektrischer Vektor in der Einfallsebene schwingt, und polarisiertem Licht senkrecht dazu unterschieden.

Dabei ergaben sich folgende Resultate:

Die beste Übertragungsfunktion bei Variation des Einfallswinkels wird bei allen Komponenten in Stellung I, d.h. in der Einfallsrichtung des Lichts gemessen. Das Punktbild in Stellung II verbreitet sich sehr rasch mit Zunahme des Einfallswinkels, während sich das Punktbild in Stellung I nur geringfügig ändert.

Beim Übergang von Stellung I nach Stellung II erfolgte somit bei allen Winkelstellungen eine stetige Verschlechterung der MÜF. Eine Resonanzanordnung in Stellung II, bei der eine signifikante Verbesserung der MÜF bzw. eine Vergrößerung der transmittierten Energie auftreten müßte wenn das auf die Netzhaut einfallende Parallellichtbündel in Richtung der Längsachse der Rezeptoren verläuft, konnte nicht festgestellt werden.

Abb. 24 und Tab. 3 zeigen die Abhängigkeit der in Stellung I gemessenen Modulation für die Ortsfrequenz 0,15/per/grad

Tabelle 3 Gemessene Modulation M und Depolarisations-
grad D der Ortsfrequenz 0,15 per/grad bei
Variation des Einfallswinkels

a) parallele Stellung von Einfallsebene und E-Vektor

α (grad)	M_{pol}	$\frac{M_{pol}}{M_{o pol}}$	M_{depol}	$\frac{M_{depol}}{M_{o depol}}$	D (%)
0	0,62	1	0,53	1	3,4
7	0,58	0,93	0,51	0,98	3,2
14	0,57	0,92	0,50	0,96	3,0
21	0,55	0,88	0,49	0,92	3,4

b) senkrechte Stellung von Einfallsebene und E-Vektor

α (grad)	M_{pol}	$\frac{M_{pol}}{M_{o pol}}$	M_{depol}	$\frac{M_{depol}}{M_{o depol}}$	D (%)
0	0,64	1	0,57	1	3,8
7	0,62	0,96	0,55	0,96	4,0
14	0,58	0,90	0,54	0,94	5,0
21	0,57	0,88	0,54	0,94	5,4

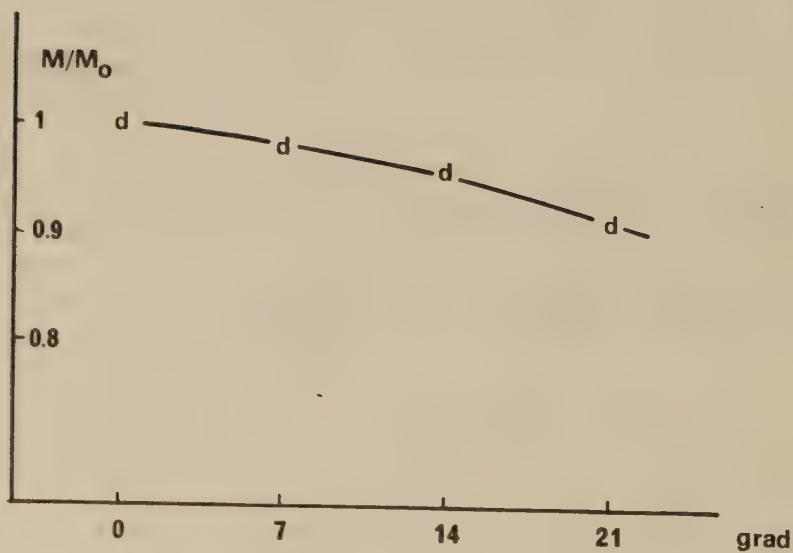
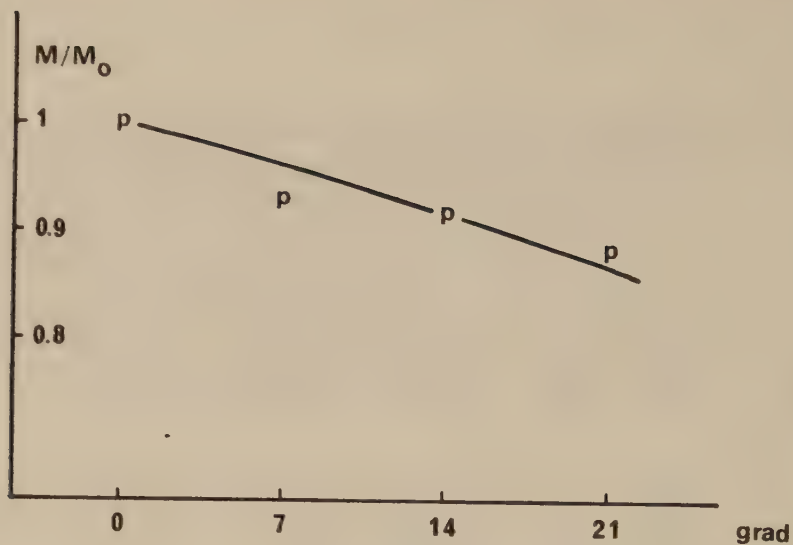


Abb. 24 a) Modulation der Ortsfrequenz 0,15 per/grad bei Variation des Einfallswinkels; Polarisierte (p) und depolarisierte (d) Komponente; E-Vektor in Einfallsebene

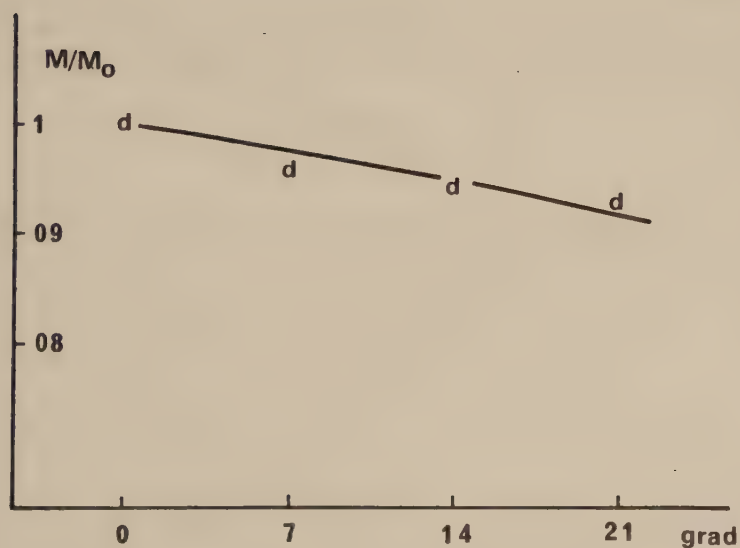
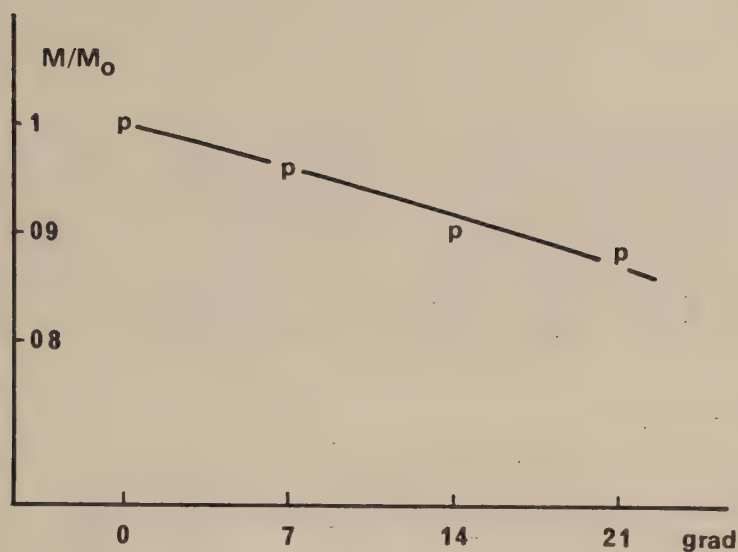


Abb. 24 b) Modulation der Ortsfrequenz 0,15 per/grad bei Variation des Einfallswinkels;
Polarisierte (p) und depolarisierte (D) Komponente; E-Vektor senkrecht zur Einfallsebene

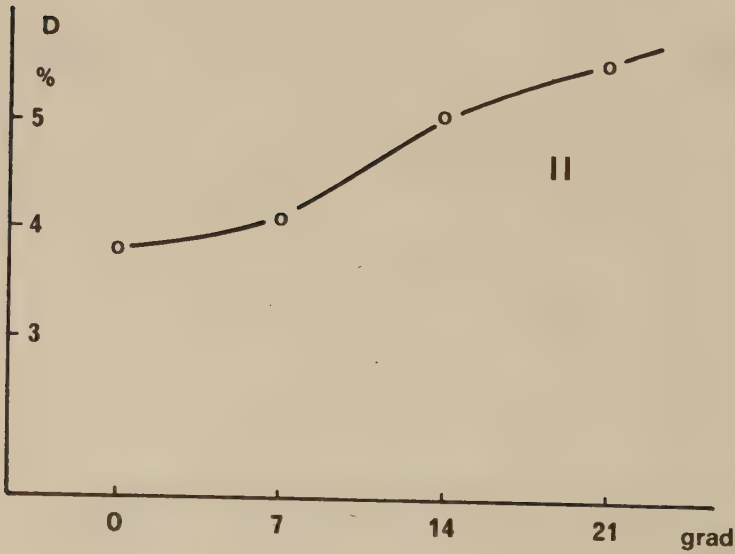
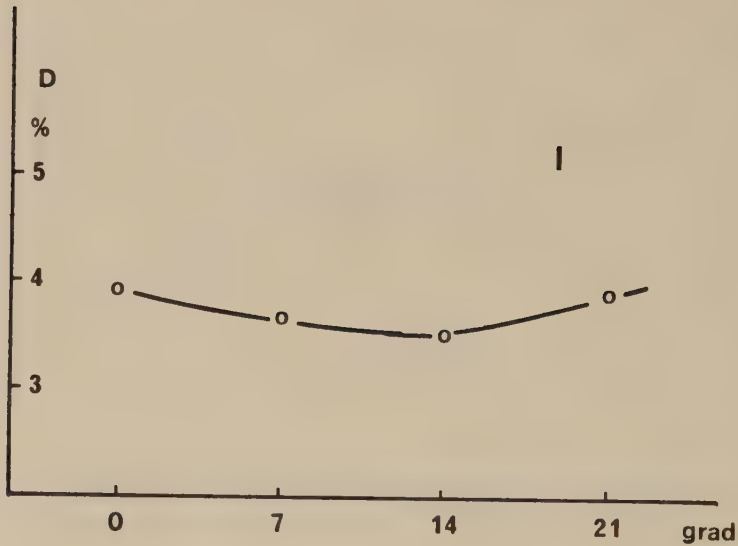


Abb. 24 c Depolarisationsgrad bei Variation des Einfallswinkels;
I: E-Vektor in Einfallsebene
II: E-Vektor senkrecht zur Einfallsebene

vom Einfallswinkel bezüglich der verschiedenen Lichtkomponenten. Es ergibt sich ein etwas steilerer Abfall für die unter Beibehaltung der Polarisationsrichtung transmittierte Komponente als für die depolarisierte transmittierte Komponente. Eine Abhängigkeit von der Schwingungsebene der einfallenden Strahlung kann nicht festgestellt werden.

Die bei der Variation des Einfallswinkels durch die Netzhaut hindurchtretende Lichtintensität läßt sich aus der nichtnormierten Modulation bei der Ortsfrequenz 0 per/grad bestimmen.

Das Verhältnis der unter Erhaltung des Polarisationszustandes und der depolarisiert transmittierten Intensität wird durch den Depolarisationsgrad D angegeben, wobei

$$D = \frac{M_{\text{dep}}}{M_{\text{pol}}} - \frac{A_{\text{dep}}}{A_{\text{pol}}}$$

definiert wurde. M_{dep} und M_{pol} sind die nichtnormierten Modulationen der senkrechten und parallelen Lichtkomponente. $A_{\text{dep}}/A_{\text{pol}}$ beschreibt die Depolarisation der Apparatur. Das Verhältnis $M_{\text{dep}}/M_{\text{pol}}$ bzw. $A_{\text{dep}}/A_{\text{pol}}$ wurde gemessen, indem durch Vorschalten verschiedener Graufilter bei möglichst günstiger Verstärkung der Elektronik die Galvanometerausschläge der polarisierten und depolarisierten Komponente aufgenommen wurden. Die Depolarisation der Apparatur betrug dabei etwa 1%.

In Abb. 24c bzw. Tab. 3 ist die Winkelabhängigkeit des Depolarisationsgrads für die beiden Schwingungsrichtungen

des einfallenden Lichts dargestellt. Dabei ergibt sich ein Depolarisationsgrad zwischen 3,4 und 3,0%, wenn der E-Vektor des einfallenden Lichts in der Einfallsebene schwingt. Bei senkrechter Stellung des E-Vektors zur Einfallsebene liegt D zwischen 3,8 und 5,4%.

Diese Ergebnisse lassen wegen der Länge der Außenglieder der Rezeptoren (Stäbchen ca. 20-40 μ , Zapfen ca. 7-13 μ (/30/)), den Schluß zu, daß ein großer Teil des eingestrah-
ten Lichts die Rezeptoren durch ihre Umrandung hindurch durchdringt und hier in erster Linie Beugung an den Enden der Rezeptoren stattfindet.

Die Verbreiterung des Punktbilds in Stellung I ist etwas stärker als es der nach einer Funktion des Cosinus' des Einfallswinkels erfolgende Abfall der Modulation verlangen würde. In erster Näherung ist nämlich die Modulation M bei der Beugung an einer kreisförmigen Pupille nach Gl. (4') proportional der Ortsfrequenz u (/17/) wobei sich ergibt

$$M = 1 - \frac{u}{u_{\max.}}$$

Unter Verwendung der Gleichungen (8) und (9) kann damit näherungsweise für die Modulation geschrieben werden.

$$M = 1 - \frac{k u}{d \cos \alpha} = 1 - \frac{1 - M_0}{\cos \alpha} \quad (10)$$

wenn mit d der Durchmesser der beugenden Öffnung und mit M_0 die Modulation bei senkrechtem Lichteinfall ($\alpha = 0$) bezeichnet wird.

Tab. 4 gibt einen Vergleich der bei der Ortsfrequenz 0,15 per/grad gemessenen Modulation und der nach

Gl. (10) berechneten Modulation für die verschiedenen Winkelstellungen.

Die Unterschiede in den Depolarisationsgraden für die beiden Schwingungsrichtungen entsprechen dem Dichroismus der Rhodopsinmoleküle in den Außengliedern der Rezeptoren. Infolge der senkrecht zur Längsachse der Rezeptoren angeordneten Chromophore dieser Rhodopsinmoleküle wird Licht stärker absorbiert, dessen E-Vektor senkrecht zur Längsachse der Rezeptoren schwingt (/32/).

Bei Zunahme des Einfallswinkels ergibt sich dabei eine geringer werdende Absorption der polarisiert transmittierten Lichtkomponente, entsprechend einem Abfall des Depolarisationszustands, wenn die Einfallsebene parallel zum E-Vektor ist, während bei senkrechter Stellung von Einfalls- und Schwingungsebene die depolarisiert transmittierte Komponente (Durchlaßebene des Analysators jeweils senkrecht zum E-Vektor) mit zunehmendem Winkel geringer absorbiert wird, und damit der Depolarisationsgrad mit dem Winkel wächst. Dies ist ein weiterer Hinweis dafür, daß ein beträchtlicher Anteil der depolarisierten Komponente noch vor den Außengliedern der Rezeptoren entsteht, da sie zu einem größeren Teil offenbar erst nach der Depolarisation der Absorption in den Rhodopsinmolekülen unterworfen ist.

Tabelle 4 Nach Gleichung (10) berechnete Modulation M und Abweichung $\Delta M = M_{\text{berechnet}} - M_{\text{gemessen}}$ der Ortsfrequenz 0,15 per/grad bei Variation des Einfallswinkels.

a) Parallele Stellung von Einfallsebene und E-Vektor

α (grad)	M_{pol}	M_{depol}	ΔM_{pol}	ΔM_{depol}
0	0,62	0,53	0	0
7	0,61	0,52	0,03	0,01
14	0,60	0,51	0,03	0,01
21	0,59	0,50	0,04	0,01

b) Senkrechte Stellung von Einfallsebene und E-Vektor

α (grad)	M_{pol}	M_{depol}	ΔM_{pol}	ΔM_{depol}
0	0,64	0,57	0	0
7	0,64	0,56	0,02	0,01
14	0,63	0,55	0,05	0,01
21	0,62	0,53	0,05	-0,01

4.3. Modulationsübertragungsfunktion und Elektoretinogramm

Es stellt sich die Frage, ob und wie weit die Modulationsübertragungsfunktion vom Ausbleichungs- und evt. Adaptionszustand der Netzhaut beeinflusst wird, und sich dabei eine Korrelation zwischen MÜF und ERG feststellen läßt.

Zur Untersuchung der MÜF und des ERGs der isolierten Froschnetzhaut wurden dunkeladaptierte Netzhäute in der Versuchsanordnung I (vgl. Abschnitt 3.2.1. und 3.2.5.) mit monochromatischen und weißem Licht gebleicht. Die Beleuchtungsstärke am Ort der Netzhaut betrug dabei für weißes Licht $2,2 \cdot 10^3$ lx. Eine zehnminütige Bestrahlung unter dieser Beleuchtungsstärke bewirkt dabei eine praktisch 100 %-ige Zerstörung des Rhodopsingehalts der Rezeptoren (/33/).

Die partielle Bleichung erfolgte durch Vorschalten von Interferenzfiltern mit 505 nm (Schott, $T_{\max}$ 58%, HW 24 nm), 549 nm (Schott $T_{\max}$ 38%, HW 17 nm) und 591 nm (Schott, $T_{\max}$ 66%, HW 19 nm).

Im einzelnen wurde so vorgegangen, daß die dunkeladaptierten Netzhäute mehrmals jeweils 5 Minuten lang mit monochromatischem Licht einer Wellenlänge gebleicht wurden.

Im Anschluß an jede Bleichung erfolgte eine etwa 10 minütige Dunkelpause, nach der das ERG und die MÜF aufgenommen wurden. Nach mehrmaliger Wiederholung der Bleichung mit monochromatischem Licht wurde die Netzhaut schließlich so oft mit weißem Licht gebleicht, bis kein ERG mehr registriert werden konnte.

Während der Dunkelpause kann die isolierte Netzhaut kein Rhodopsin regenerieren(/34/), sodaß der Ausbleichungszustand erhalten bleibt. Die zehnminütige Dunkeladaptation war andererseits nötig, da bei zu kurzem Dunkel-aufenthalt wie auch bei Beleuchten mit nur schwachem Adaptationslicht die b-Wellenhöhe stark vermindert auftrat und sich erst nach Dunkeladaptation von einigen Minuten wieder erhöhte.

Bei all diesen Ausbleichungsversuchen konnte keine signifikante Änderung der polarisierten und depolarisierten MÜF bei paralleler Durchstrahlung der Netzhaut festgestellt werden. Auch ein längerer Aufenthalt der Netzhaut im Tageslicht bewirkte keine Änderung der MÜF, so lange die Versorgung der Netzhaut mit Nährlösung gewährleistet war.

Dieses Ergebnis stimmt mit der Modellvorstellung überein, nachdem die MÜF durch die äußeren Dimensionen der Rezeptoren bzw. durch Lichtstreuung in den inneren Segmenten der Rezeptoren und in vorgelagerten Netzhautschichten bestimmt ist, wobei der Rhodopsingehalt in den äußeren

Segmenten nur eine Intensitätsänderung bei der Transmission bewirkt.

Die Konstanz der MÜF zeigt, daß eine Änderung der äußeren Dimensionen der Rezeptoren bei Bleichung der Netzhaut unter den gewählten Versuchsbedingungen nicht eintritt. Ein gelegentlich beobachtetes Verquellen der Netzhaut bei Bleichung (/35/) dürfte auf Degenerationerscheinungen infolge mangelnder oder ungeeigneter Ernährung der Netzhaut zurückzuführen sein.

Ein ähnlicher Hinweis darauf, daß physikalische Änderungen der Struktur der Rezeptoren bei Bleichung ausgeschlossen werden können, zeigt die gute Übereinstimmung der Extinktionsspektren der isolierten Froschnetzhaut und des extrahierten Sehpurpurs vor und nach der Bleichung (/33/).

Aus der nicht normierten MÜF läßt sich der Grad der jeweiligen Ausbleichung bestimmen, da die Modulation bei der Ortsfrequenz 0 per/grad proportional der durch die Netzhaut transmittierten Lichtenergie ist. Die daraus berechneten relativen Transmissionen T/T_0 für die polarisierte und depolarisierte Lichtkomponente und die dazugehörigen Potentialhöhen der b-Welle des ERGs nach der jeweiligen Bleichung sind in den Abb. 25-27 dargestellt. Bleichung 0 entspricht dabei den Werten für die dunkeladaptierte Netzhaut nach der Präparation, deren Trans-

mission T_0 bei 505 nm etwa 30% beträgt. Dieser Wert folgt aus der Absorption von etwa 70% des auftreffenden Lichts (/36/) und dem geringen Reflexionsgrad der dunkeladaptierten Netzhaut (/11/).

Betrachtet man den Zusammenhang zwischen der transmittierten Energie und der Höhe der b-Welle im ERG, so zeigt sich ein in etwa linearer Verlauf, wenn die Potentialverminderung $b_0 - b$ gegen den Logarithmus der Transmission aufgetragen wird (Abb. 28-30). b_0 ist dabei die Potentialhöhe der nichtgebleichten Netzhaut. Der Logarithmus der Transmission ist dabei nach dem Lambert-Beerschen Gesetz proportional der gebleichten Sehpurpurfraktion (/37/). In den Abbildungen tritt teilweise bei starker Ausbleichung ein Knick im Potentialverlauf ein, verbunden mit einer starken Zunahme eines positiven Off-Effekts im ERG. Dies deutet darauf hin, daß hier mehr als 45% des Sehprupurs ausgebleicht sind und nur noch die photopische Komponente im ERG zur Wirkung kommt (/38,39/).

Der Potentialverminderung beim Ausbleichen ist ein Sensitivitätsverlust der Netzhaut infolge Alterung überlagert. In Abb. 31 ist der Vergleich der Potentialabfälle in der b-Welle mit und ohne Bleichung gegen die Versuchsdauer aufgetragen. Im ausgewerteten Teil der Versuchsdurchführung kann also mit konstanter b-Wellenhöhe der nur durch die relativ schwachen Lichtblitze bei der Messung gereizter Netzhaut gerechnet werden.

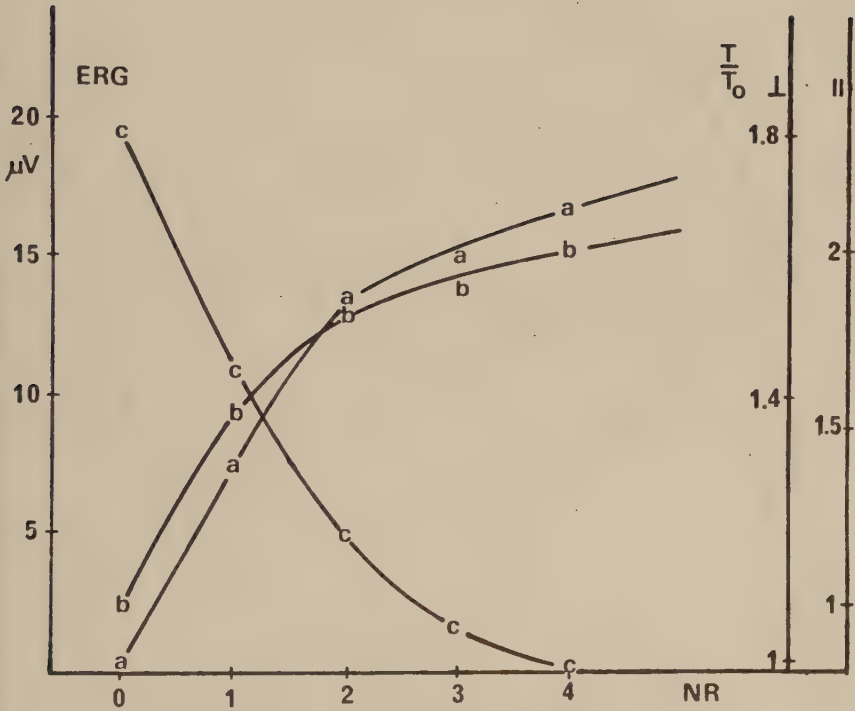


Abb. 25 b-Wellenhöhe im ERG und Transmissionszunahme bei Bleichung;
a: depolarisierte Komponente, b: polarisierte Komponente, c: Potentialhöhe; 1,2,3: Bleichungen mit 505 nm, 4: Bleichung weiß

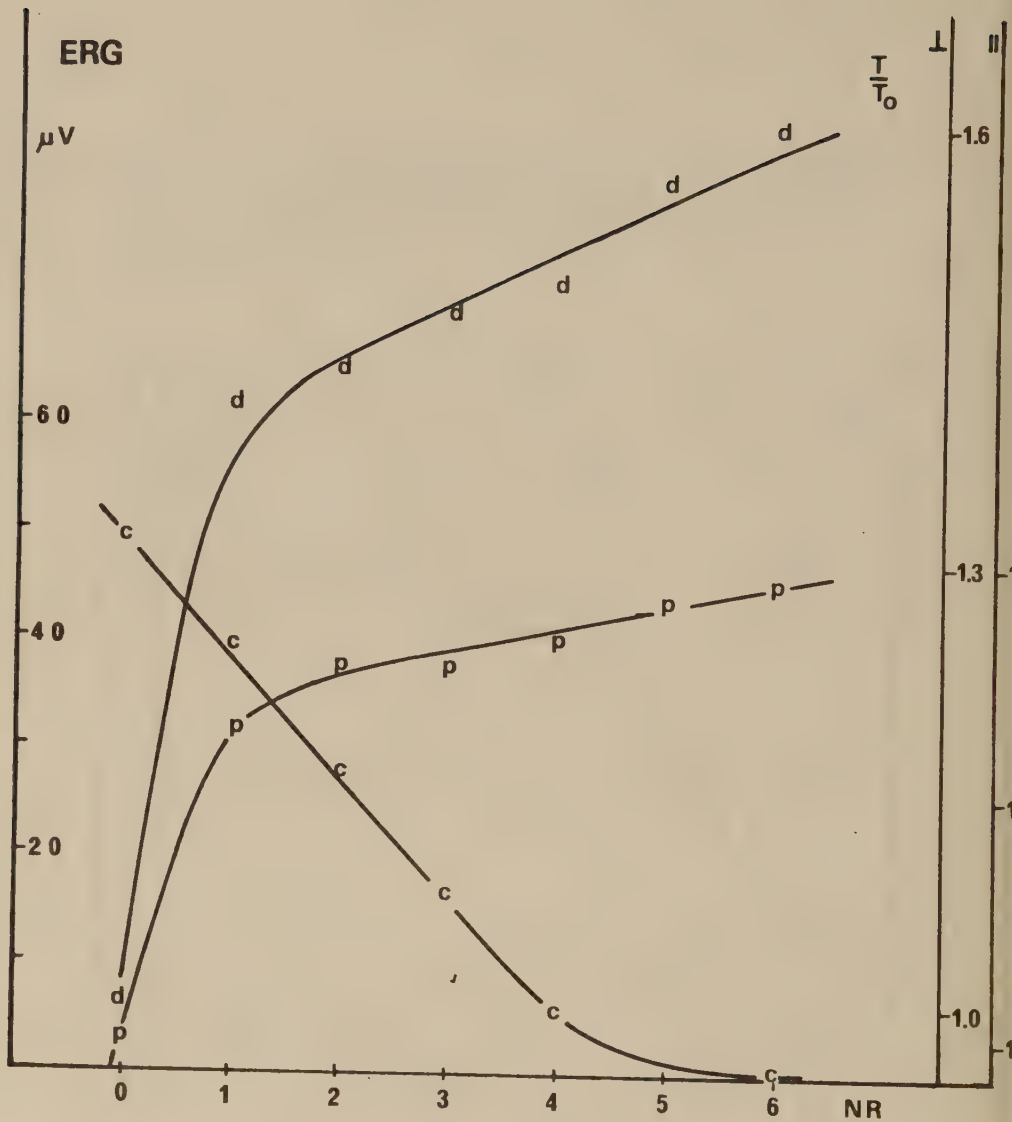


Abb. 26 b-Wellenhöhe im ERG und Transmissionszunahme bei Bleichung;
a: depolarisierte Komponente; b: polarisierte Komponente; c: Potentialhöhe; 1,2,3,4: Bleichungen mit 549 nm; 5,6: Bleichung weiß.

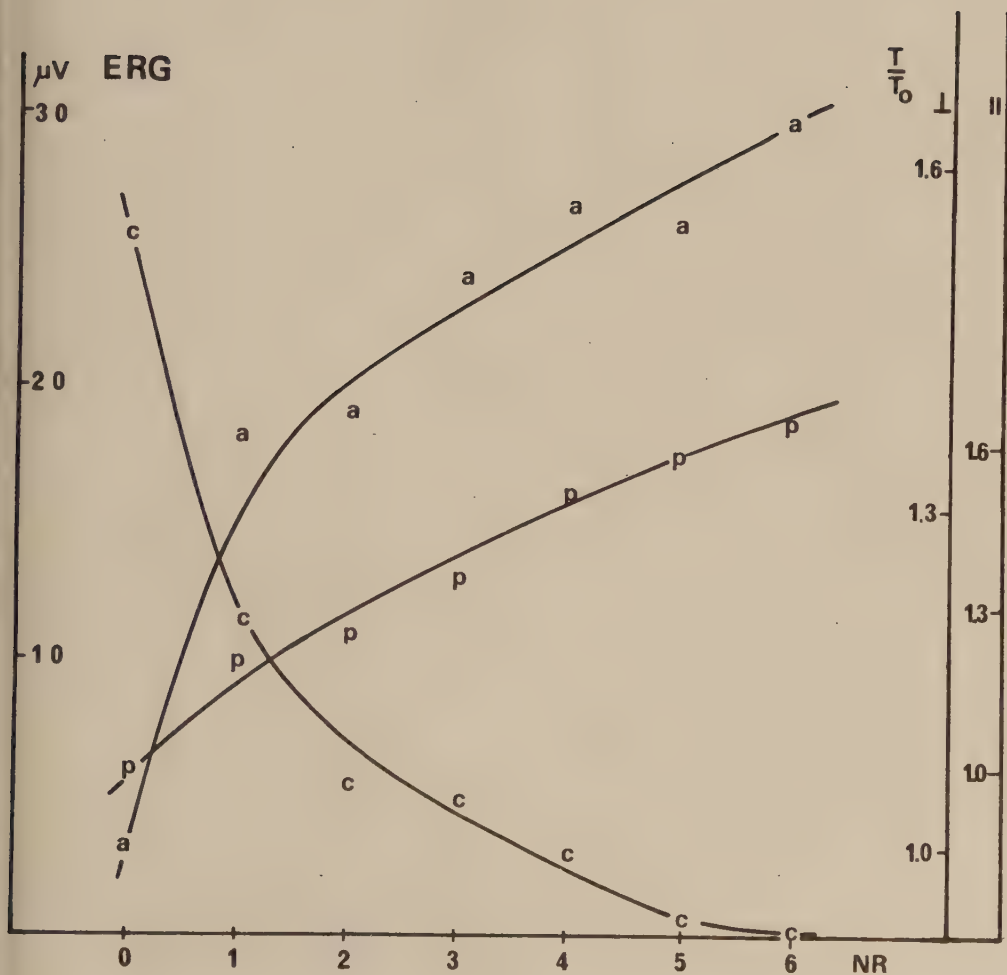


Abb. 27 b-Wellenhöhe im ERG und Transmissionszunahme bei Bleichung;
a: depolarisierte Komponente; b: polarisierte Komponente; c: Potentialhöhe; 1,2,3,4: Bleichungen mit 591 nm; 5,6: Bleichung weiß

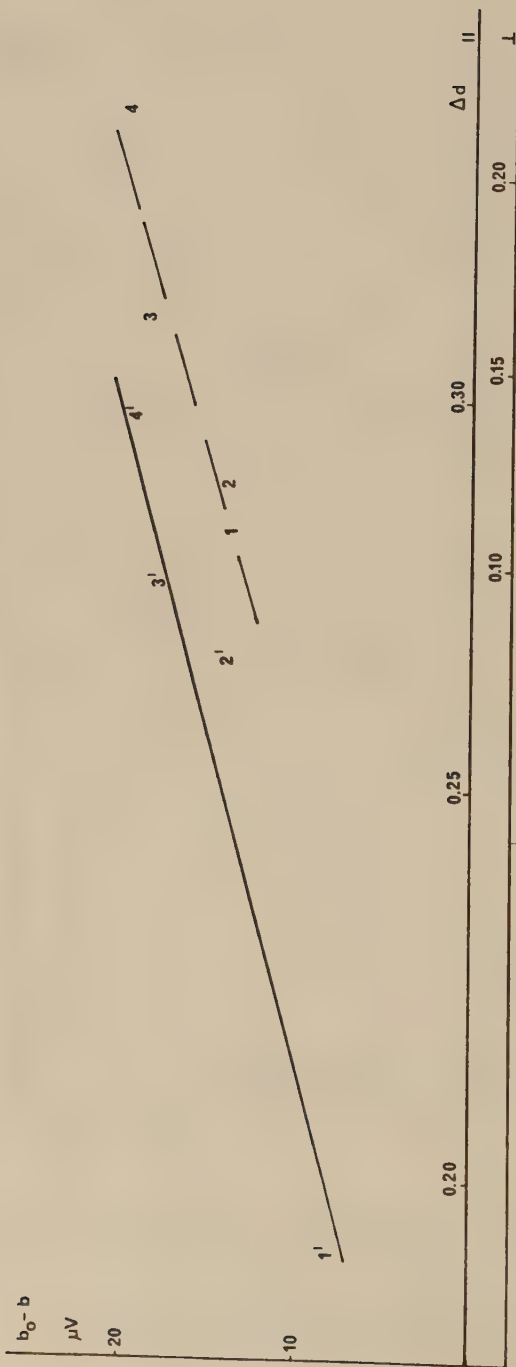


Abb. 28 Potentialverminderung im ERG und Verminderung der optischen Lichte bei Bleichung (vgl. Abb. 25);
 Ordinate: Differenz der maximalen b-Wellenhöhen vor und nach der Bleichung;
 Abszisse: Differenz der optischen Dichten
 $\Delta d = \log T/T_o$ vor und nach der Bleichung;
 b_o, T_o Potentialhöhen bzw. Transmission vor der Bleichung;
 gestrichene Zahlen: depolarisierte Komponente;
 ungestrichene Zahlen: polarisierte Komponente

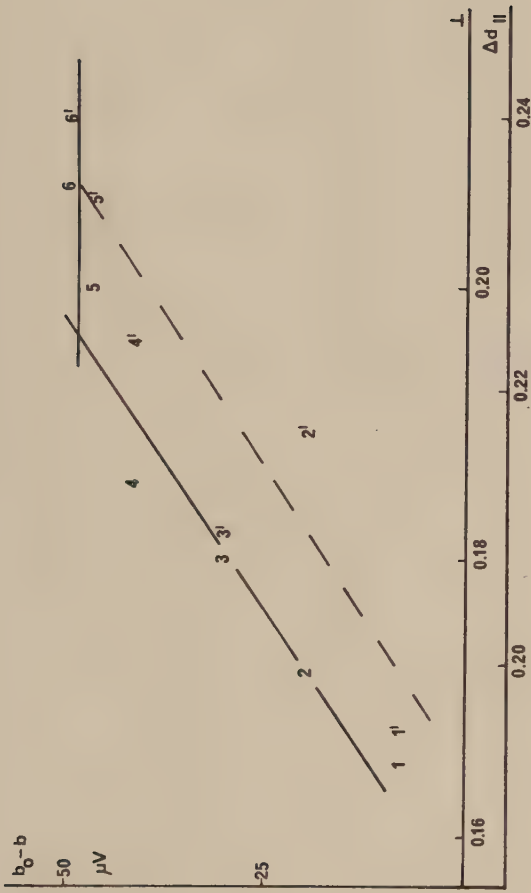


Abb. 29 Potentialveränderung im ERG und Verminderung der optischen Dichte bei Bleichung (vgl. Abb. 26); übrige Bezeichnungen siehe Abb. 28

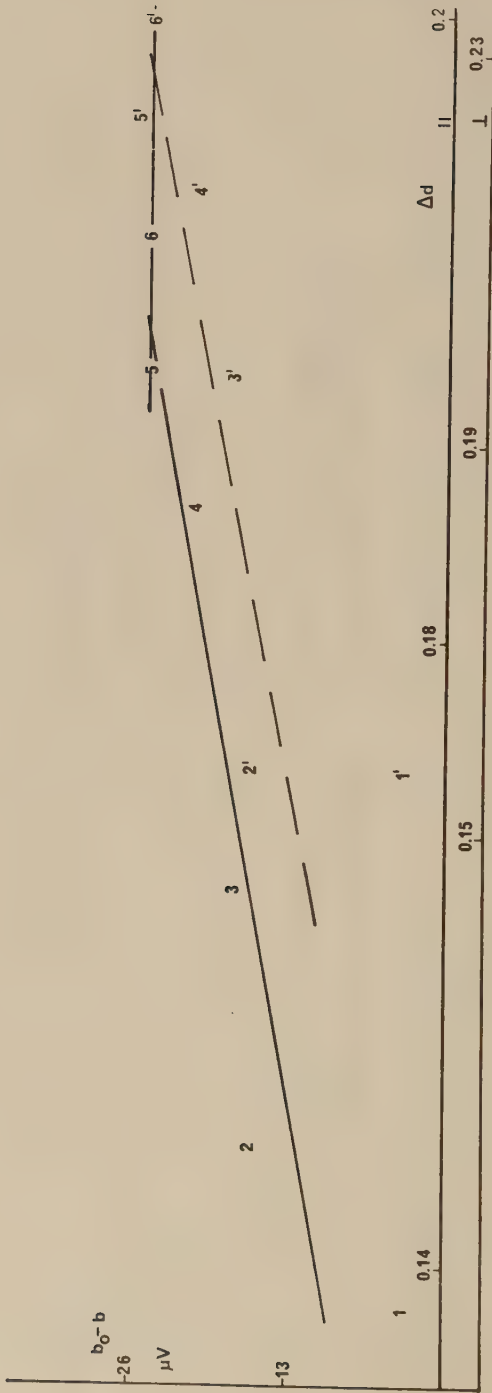


Abb. 30 Potentialverminderung im ERG und Verminderung der optischen Dichte bei Bleichung (vgl. Abb. 27); übrige Bezeichnungen siehe Abb. 28

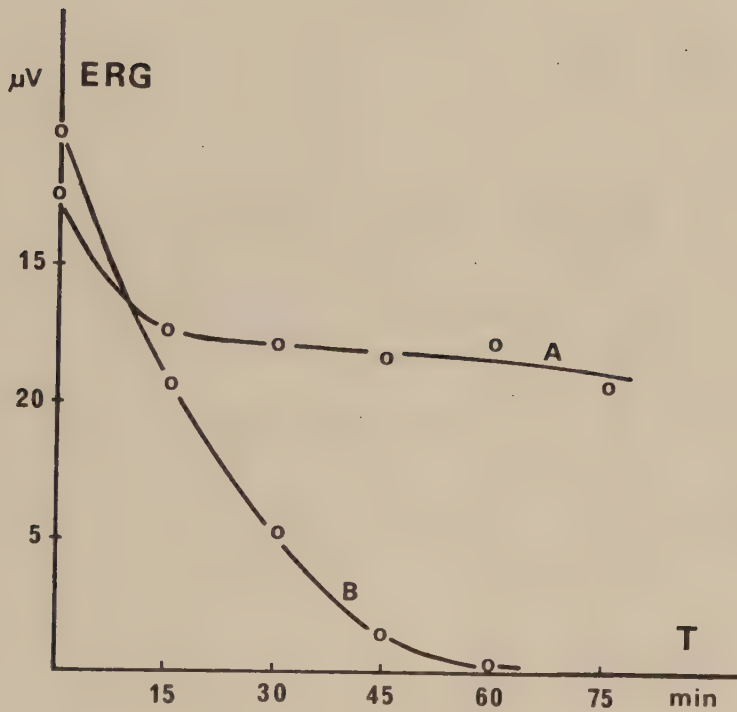


Abb. 31 Zeitlicher Verlauf der b-Wellenhöhe im ERG;
A: ohne Bleichung;
B: mit Bleichung nach Abb. 25

4.4. Intensitätsverteilung der transmittierten Lichtkomponente bei fokussierter Beleuchtung der Netzhaut

4.4.1. Meßergebnisse

Die MÜF bei fokussierter Beleuchtung beschreibt die Deformation eines Punktbilds innerhalb der Netzhaut. Zur Bestimmung der MÜF wurde die Lochblende B_1 nach Abb. 6 auf verschiedene Netzhautschichten abgebildet und die Verbreiterung des Punktbilds innerhalb dieser Schicht ausgemessen.

Die in diesem Fall entscheidende Justierung der Netzhaut wurde dadurch überprüft, daß die Netzhaut im Strahlengang parallel zur optischen Achse verschoben wurde (Abb. 32). Eine Entfernung aus dem Scharfpunkt bedingt dabei allein durch die Beugung in der Netzhaut eine Verbreiterung des Punktbilds in der Meßebene.

Abb. 33 zeigt den Verlauf der Modulation in Abhängigkeit von der Netzhautstellung bei Grobjustierung für unpolarisiertes Licht. Bei Feinjustierung wurde das Punktbild innerhalb der Netzhaut aufgenommen, die Verschiebung erfolgte jeweils um 10μ bei einer Einstellgenauigkeit am Manipulator von etwa 2μ . Eine Abhängigkeit der Modulation vom Grad der Verschiebung innerhalb der Netzhaut (Feinjustierung) konnte nicht festgestellt werden. Dies

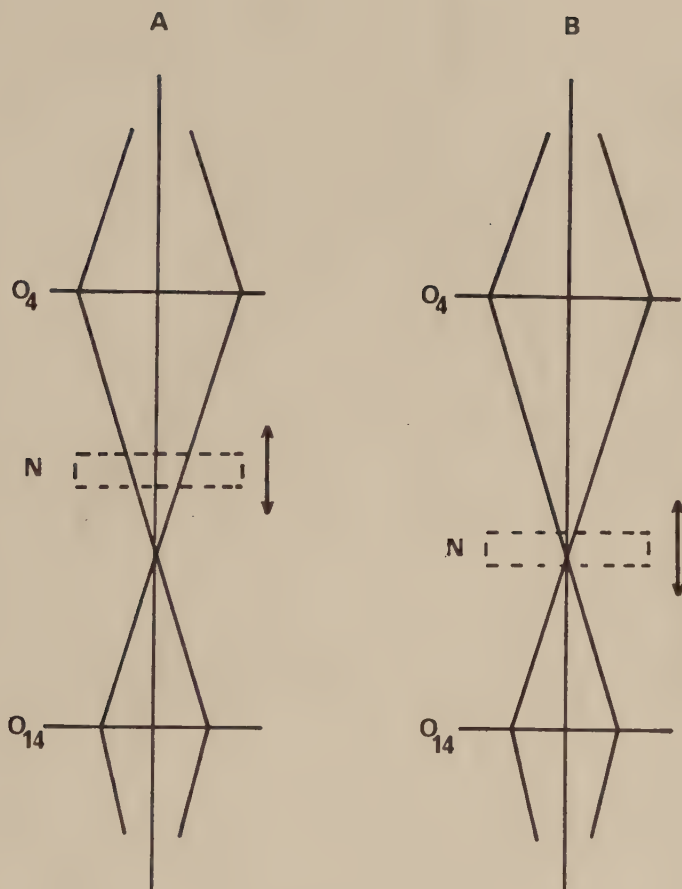


Abb. 32 Justierung der Netzhaut;

N: Netzhaut; O_4 , O_{14} : Objektive vgl. Abb. 4;

A Großjustierung

B Feinjustierung

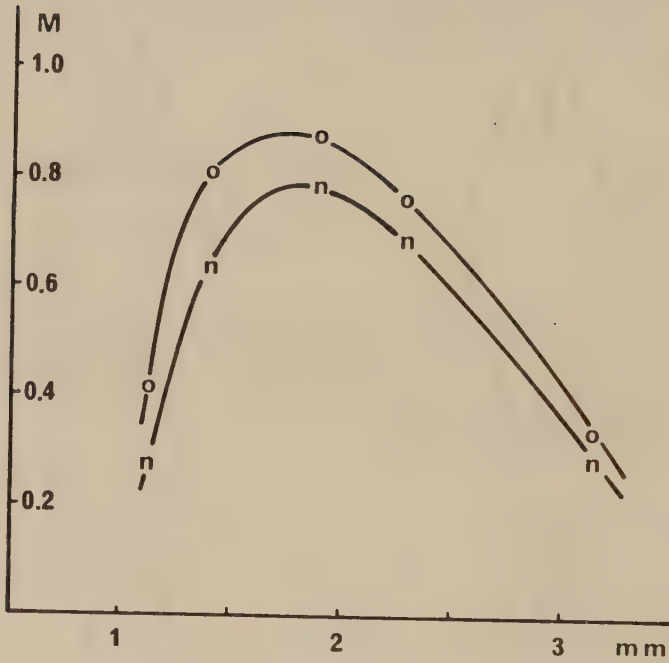


Abb. 33 Modulation der Ortsfrequenz 15 lin/mm bei Entfernung aus dem Scharfpunkt;
o: polarisierte Komponente;
n: depolarisierte Komponente



Abb. 34 MUP, fokussiert, bei Beleuchtung mit nichtpolarisiertem Xe-Licht

läßt sich dadurch erklären, daß der die Netzhaut durchsetzende Lichtkegel praktisch immer den gleichen Radius besitzt und der Streubereich innerhalb der Netzhaut dieselbe Ausdehnung hat (vgl. Abb. 32). Abb. 34 zeigt eine in diesem Bereich bei Beleuchtung mit unpolarisiertem (weißem) Licht aufgenommene Übertragungsfunktion.

Die folgenden Untersuchungen gelten der Abhängigkeit der MÜF von der Wellenlänge des eingestrahltten Lichts, vom Ausbleichungszustand der Netzhaut und vom Ort auf der Netzhautoberfläche. Hierbei wurde die polarisierte und depolarisiert transmittierte Lichtkomponente wieder getrennt aufgenommen.

Abb. 35 und 36 zeigen die Übertragungsfunktionen bei 505, 549 und 591 nm. Die Kurven stammen dabei aus einer Mittelung über 4 Netzhäute, wobei jede MÜF ca. fünfmal aufgenommen wurde. Die Streuung einer Einzelmessung beträgt bei einer Ortsfrequenz von 0,03 (Maximalwert) . Voraussetzung für die Mittelung ist die Unabhängigkeit der MÜF vom Ausbleichungszustand der Netzhaut. Dies wurde dadurch nachgeprüft, daß nach der Messung an der dunkeladaptierten Netzhaut eine 20minütige Bleichung mit weißem Licht von 3000 lux durchgeführt wurde und nochmalige Aufnahme der MÜF erfolgte. Eine Abhängigkeit vom Ausbleichungszustand konnte dabei nicht festgestellt werden.

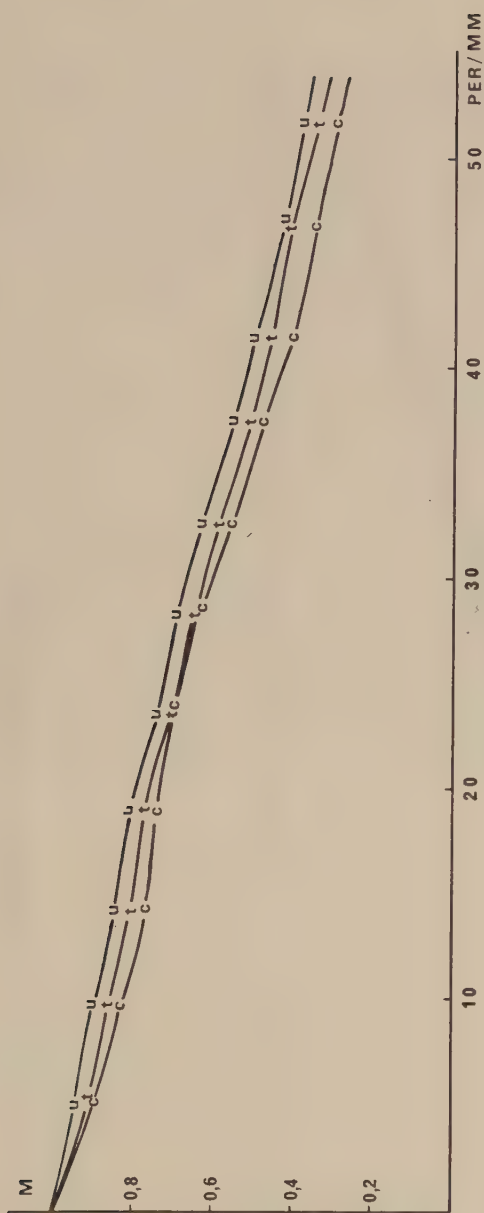


Abb. 35 MUF, polarisierte Komponente bei fokussierter Beleuchtung;
t: 505 nm; c: 549 nm; u: 591 nm

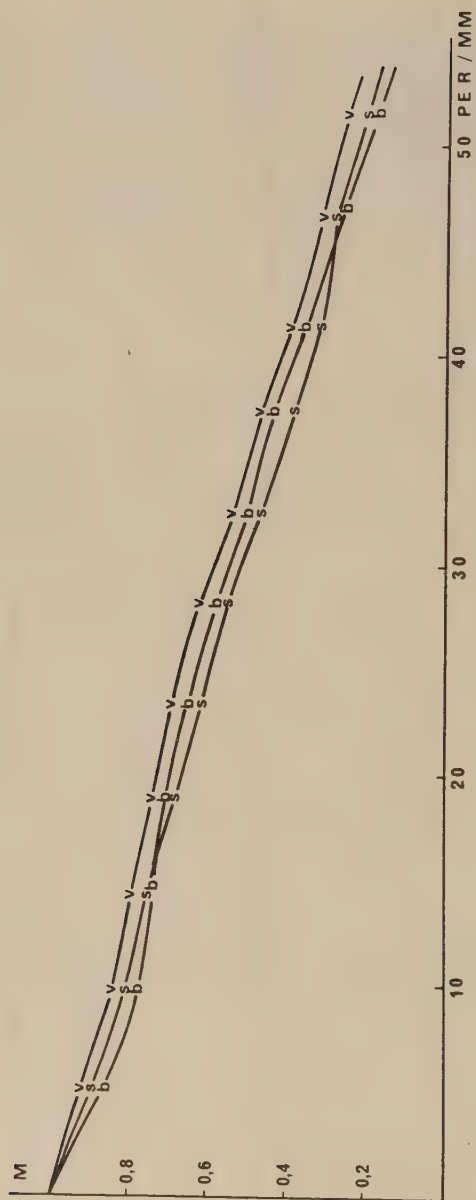


Abb. 36 M_{UF} , depolarisierte Komponente bei fokussierter Beleuchtung;
 s: 505 nm; b: 549 nm; v: 591 nm

Die Messung der MÜF erfolgte bei diesen Versuchen an einer Netzhautstelle etwa 0,5 mm vom optischen Nerv entfernt. Bei der Messung der MÜF in der Peripherie der Netzhaut zeigte sich im allgemeinen ein Abfall der Übertragungsfunktionen, der bei verschiedenen Präparaten allerdings ziemlich Schwankungen unterworfen war. Der Abfall der MÜF kann unter Umständen auf einen geringen Unterschied in der Verteilung der Rezeptoren in der Netzhaut zurückgeführt werden. (Bei *rana fusca* besteht eine geringe Abnahme der Zapfen und entsprechende Zunahme der roten Stäbchen in der Peripherie der Netzhaut (/30/)). Bei den Messungen in der Peripherie der Netzhaut sind allerdings Verletzungen der Retina bei der Präparation nicht auszuschließen. Die in Abb. 37 und 38 dargestellten Übertragungsfunktionen wurden bei Horizontalverschiebung der Netzhaut bis zu einer Entfernung von 2 mm vom optischen Nerv aufgenommen. Die Kurven stammen aus einer Mittelung über drei Netzhäute mit jeweils zehnmaliger Messung der MÜF. Die Übertragungsfunktionen wurden bis zu einer Schwankung von $\pm 0,03$ ausgewertet.

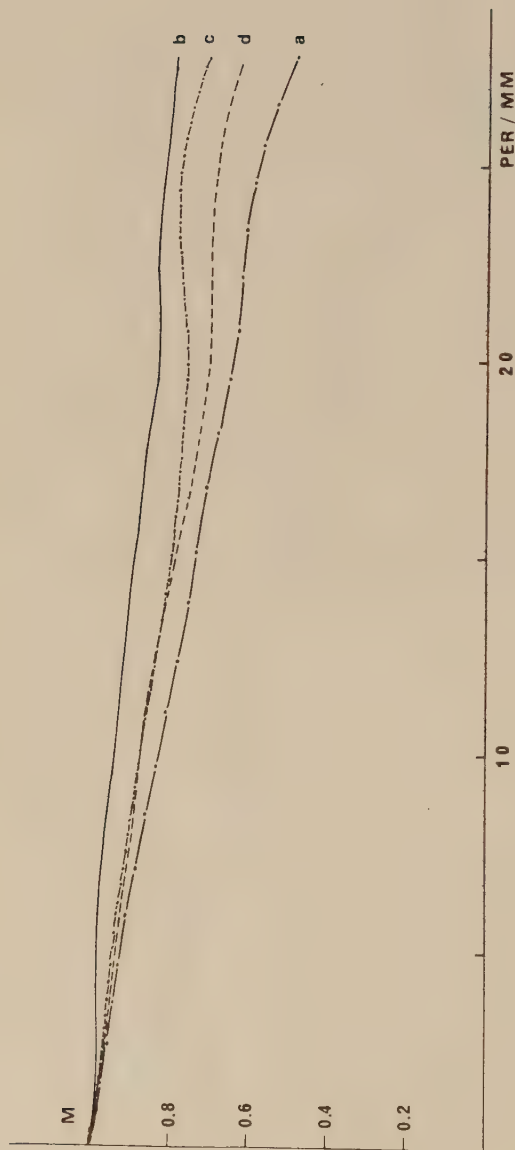


Abb. 37 MTF fokussiert bei Horizontalverschiebung zur Peripherie der Netzhaut;
polarisierte Komponente;
a: am optischen Nerv; b, c, d: Verschiebung um 0,5, 1, 2 mm

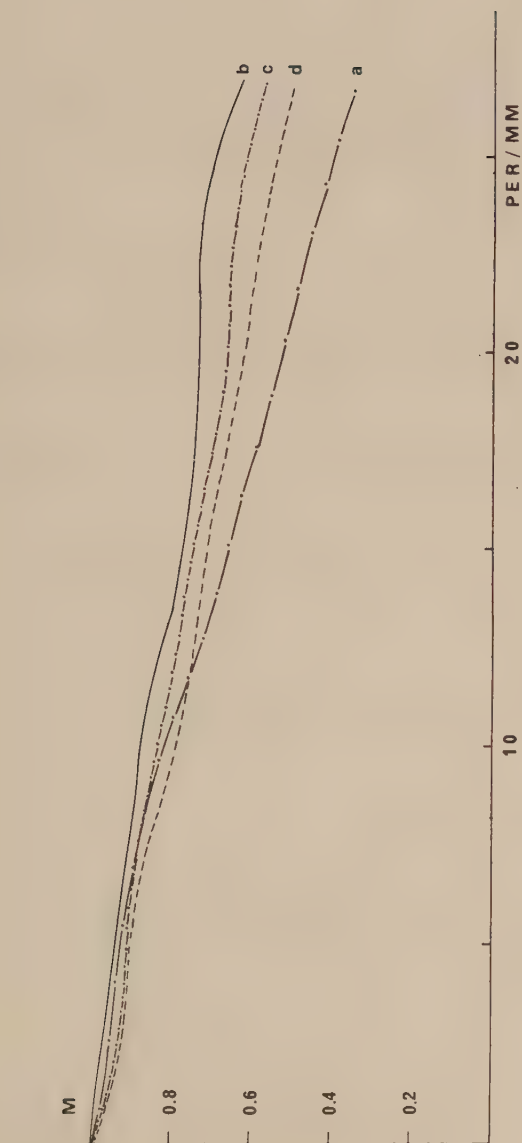


Abb. 98 MÜF fokussiert bei Horizontalverschiebung zur Peripherie
der Netzhaut; depolarisierte Komponente;
a: am optischen Nerv; b, c, d: Verschiebung um 0,5, 1, 2 mm

4.4.2. Auswertung und Diskussion der Meßergebnisse

Sowohl die MÜF der Abb. 34 als auch die quadratische Abhängigkeit der Modulation vom Abstand der Meßebeane nach Abb. 33 deuten auf die Deformation des Punktbilds in der Netzhaut infolge Streuung hin.

Das entstehende Punktbild kann dann in erster Näherung als Scheibchen konstanter Leuchtdichte mit einem Durchmesser d betrachtet werden. Die entsprechende MÜF hat die selbte Gestalt wie die MÜF bei einer Defokussierung (/16/).

$$D(u) = \frac{2J_1(\xi)}{\xi}, \quad \xi = \pi u d \quad (11)$$

Wenn mit u die Ortsfrequenz und mit J_1 die Besselfunktion erster Art und erster Ordnung bezeichnet wird.

Nach dieser Vorstellung muß zumindest näherungsweise auch für die beiden Lichtkomponenten der Zusammenhang gelten (/11/)

$$D_{\text{dep}} = D_{\text{pol}} \cdot D_{\text{Str}}$$

Berechnet man (/40/) aus dieser Gleichung nach den Meßergebnissen von Abb. 35 und 36 D_{Str} für die Wellenlänge 505 nm

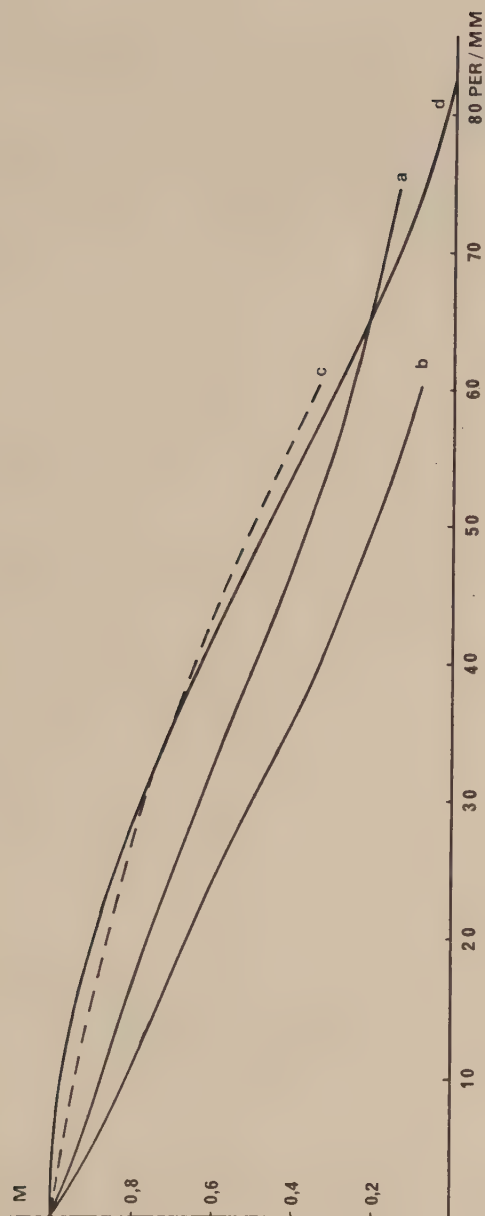


Abb. 39 MUF der Streuung;
a: polarisierte Komponente nach Abb. 35, 505 nm; b: depolarisierte Komponente nach
Abb. 36, 505 nm;
c: Nach Gl. (12) aus a und b berechnete MUF; d: Nach Gl. (11) berechnete MUF

so ergibt sich der in Abb. 39 dargestellte Zusammenhang, wobei gute Übereinstimmung zwischen der berechneten MÜF D_{Str} und der in Abb. 34 dargestellten MÜF bei der Messung mit nichtpolarisiertem Licht besteht. In dieser Abbildung ist auch die Anpassung der MÜF des nichtpolarisierten Lichts durch die MÜF für Defokussierung nach Gl. (11) durchgeführt.

Damit läßt sich die Größe des in der Netzhaut entstehenden Streuscheibchens und die Dicke der streuenden Schicht ermitteln.

Die Nullstelle von Gl. (11) liegt bei $\{_0 = u_{max}$: $d = 3,83$, wobei in dieser Beziehung u_{max} die maximal übertragene Ortsfrequenz und d den Durchmesser der Streuscheibe bedeutet. Nach Abb. 39 liegt die Nullstelle von D_{Str} bei 82,6 per/mm. Dies entspricht nach der vorhergehenden Gleichung einem Durchmesser $d = 15\mu$, einem Wert, der etwa dem Doppeltem eines Rezeptordurchmessers entspricht.

Bei einem Einfallswinkel der auftreffenden Strahlung an der Netzhaut von $5,1^\circ$ kommt das einer Defokussierung um

$$\Delta z = \frac{d}{2 \cdot \tan \alpha} = 85\mu \text{ gleich.}$$

Δz läßt sich in erster Näherung mit der Dicke der streuenden Schicht gleichsetzen. Sie stimmt dabei gut mit der Größe der den Rezeptoren vorgelagerten Netzhaut-

schichten überein (/30,33/), wobei auch die Unabhängigkeit der MÜF von der Wellenlänge und dem Ausbleichungs-
zustand der Netzhaut auf eine Streuung des Lichts in
erster Linie vor den Außengliedern der Rezeptoren zu-
rückzuführen ist, in Übereinstimmung mit dem bei der
Messung im parallelen Licht gewonnenen Ergebnissen.

5. Zusammenfassung

Es wurde eine Apparatur zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion und des Elektroretinogramms an isolierten und perfundierten Netzhäuten gebaut. Die Messung erfolgte an Froschnetzhäuten in der Transmission des Lichts. Dabei wurden zwei Meßprinzipien angewandt, die zur Bestimmung der Winkelverteilung des Lichts nach der Transmission durch einen Rezeptor und zur Bestimmung der Lichtverteilung innerhalb der Netzhaut führten.

Bei den Versuchen wurden die nach Einstrahlung von linear polarisiertem Licht unter Erhaltung des Polarisationszustands und die depolarisiert transmittierte Lichtkomponente getrennt analysiert. Hierbei wurden die Farbabhängigkeit der beiden Lichtkomponenten, der Zusammenhang mit dem Ausbleichungszustand und dem Elektroretinogramm, die Abhängigkeit vom Einfallswinkel und der Schwingungsebene des eingestrahlt Lichts und der Zusammenhang mit dem Netzhautbereich untersucht.

Es zeigte sich, daß die für die optische Übertragung oft als ungünstig empfundene Anordnung von Nerven- und Versorgungszellen vor den lichtempfindlichen Rezeptoren in der Netzhaut vom auftreffenden Licht fast ungehindert durchlaufen werden. Bei Einstrahlung von linear polari-

siertem Licht erfolgt eine Depolarisation von etwa 4%, die mit dem Einfallswinkel in Abhängigkeit von der Schwingungsebene der auftreffenden Strahlung geringfügig zunimmt. Die polarisiert transmittierte Komponente zeigt grundsätzlich eine bessere Übertragungsfunktion, entsprechend einem schmäleren Punktbild, als die depolarisiert transmittierte Komponente. Bei parallel auftreffender Strahlung bleibt der polarisierte Anteil auch im Fernfeld nach dem Rezeptor auf ein enges Bündel beschränkt. Er unterliegt in erster Näherung nur der Beugung an den äußeren Begrenzungen des Rezeptors. Die depolarisierte Komponente besteht selbst aus zwei Anteilen, einem Anteil dessen Charakteristik durch den Rezeptor geprägt ist, und einem geringeren Anteil der offenbar aus den den Rezeptoren vorgelagerten Netzhautschichten stammt und eine ziemlich homogene Winkelverteilung zeigt.

Dafür, daß die Lichtverteilung bei der Transmission in erster Linie von den äußeren Dimensionen der Rezeptoren und der vorgelagerten Zellschichten bestimmt ist, spricht die ursprünglich nicht vermutete Unabhängigkeit der Übertragungsfunktion vom Rhodopsingehalt der Rezeptoren und dem Elektroretinogramm, sowie eine kaum feststellbare Abhängigkeit von der Wellenlänge der auftreffenden Strahlung.

Eine Änderung des Einfallswinkels der Beleuchtung bringt eine Verbreiterung der Winkelcharakteristik insbesondere der polarisiert transmittierten Komponente, wobei jedoch

die Vorzugsrichtung der Abstrahlung in Richtung der einfallenden Strahlung verläuft. Die Beibehaltung der Vorzugsrichtung ist dabei auf den bestätigten Energie-transport durch die Außenwände der Rezeptoren zurückzuführen.

Bei fokussierter Beleuchtung zeigt sich eine analoge Verbreiterung des Punktbilds der depolarisierten Komponente. Die Verbreiterung des Punktbilds der beiden Komponenten nimmt in der Peripherie der Netzhaut geringfügig zu. Die Übertragungsfunktion des zusammengesetzten nicht-polarisierten Lichts entspricht der einer Defokussierung mit einer Streuscheibe konstanter Leuchtdichte. Die der Streuung entsprechende Defokussierung stimmt mit der Dicke der den Außengliedern der Rezeptoren vorgelagerten Netzhautschichten überein. Für die Streuung vor den Außengliedern spricht die hier ebenfalls festgestellte Unabhängigkeit der Modulationsübertragungsfunktion von der Wellenlänge des eingestrahltten Lichts und vom Rhodopsin-gehalt der Rezeptoren.

Literaturnachweis

- (/1/) Röhler R. Die Abbildungseigenschaften der Augenmedien
Vis. Res. 2, 391, 1962
- (/2/) Röhler R. Erklärung der Sehschärfe und Kontrastschwelle für kleine Objekte aus den Abbildungseigenschaften der Augenmedien
Optik 19, 519, 1962
- (/3/) Pirenne M.H. Directional Sensitivity of the Rods and Cones
In: Davson H., The Eye Vol. II
- (/4/) Schober H. Das Sehen, Bd. I
VEB Fachbuchverlag, Leipzig, 1970
- (/5/) Polyak S. The Vertebrate Visual System
Chicago 1957
- (/6/) Toraldo di Francia, G. Retinal Cones as Dilectic Antennas
JOSA 39, 324, 1949

- (/7/) Enoch, J.M. Nature of the Transmission of Energy
in the Retinal Receptors
JOSA 51, 1122, 1961
- (/8/) Enoch, J.M. The Retina as a Fiber Optics Bundle
In: N.S. Kapany, Fiber Optics,
Principles and Applications
Academ. Press New York-London, 1967
- (/9/) Enoch, J.M. Physical Properties of the Retinal
Receptor and Response of Retinal
Receptors
Psycholog. Bulletin 61, 242, 1964
- (/10/) Enoch, J.M. Further Studies on the Relationship
between Amblyopia and the Stiles
Crawford Effect
Am. J. of Optom. 36, 111, 1959
- (/11/) Röhler, R. Zur Messung der Modulationsübertra-
U. Miller gungsfunktion des lebenden mensch-
H. Aberl lichen Auges im reflektierten Licht
Vis. Res. 9, 407, 1969
- (/12/) Westheimer, G. Light Distribution in the Image
F.W. Campbell by the Living Human Eye
JOSA 52, 1040, 1962

- (/13/) Krauskopf J. Light Distribution in Human
Retinal Images
JOSA 52, 1046, 1962
- (/14/) Campbell F.W. Optical Quality of the Human
R.W. Gubisch Eye
J. Physiol., 186, 558, 1966
- (/15/) Campbell F.W. Optical and Retinal Factors
D.G. Green Affecting Visual Resolution
J. Physiol., 181, 576, 1965
- (/16/) Röhler R. Informationstheorie in der
Optik
Wiss. Verlagsgesellsch.
Stuttgart 1967
- (/17/) Hopkins H.H. The Frequency Response of a
Defocused Optical System
Proc. Roy Soc. A 231, 91, 1955
- (/18/) Sickel W. Stoffwechsel und Funktion der
isolierten Netzhaut
In: Neurophysiologie und
Psychophysik des visuellen Systems
Springer 1961

- (/19/) Baumann Chr. Persönl. Mitteilung
H. Scheibner
- (/20/) Lindberg P. Measurement of Contrast Transmis-
sion Characteristics in Optical
Image Formation
Optica Acta 1, 80, 1954
- (/21/) Ingelstam E. Contrast-Transmission Functions
E. Djurle Determined Experimentally for
B. Sjögren Asymmetrical Images and for the
Combination of Lens and Photo-
graphic
Emulsion
JOSA 46, 707, 1956
- (/22/) Miller U. Dissertation, München, 1969
- (/23/) Röhler R. Bestimmung der Lichtverteilung
U. Miller auf der Netzhaut bei Abbildung
G. Sapper einfacher Testobjekte
Optik 23, 97 1965/66
- (/24/) Weale R.A. Polarized Light and the Human
fundus oculi
J. Physiol. 186, 175, 1966

- (/25/) Krauskopf J. Further Measurements of Human Retinal Images
JOSA 54, 715, 1964
- (/26/) Baule B. Die Mathematik des Naturforschers und Ingenieurs
Bd. II Ausgleichs- und Näherungsrechnung
Leipzig 1966
- (/27/) Baumann Chr. Die absolute Schwelle der isolierten Froschnetzhaut
Pfl. Arch. 280, 81, 1964
- (/28/) Luneburg R.K. Mathematical Theory of Optics
University of California Press
1964
- (/29/) Adamczyk R. Messung der Streulichtverteilung an der isolierten Netzhaut eines Frosches
Diplomarbeit München 1970
- (/30/) Nilsson S.E.G. An Electron Microscopic Classification of the Retinal Receptors of the Leopard Frog (*Rana pipiens*)
J. Ultrastr. Res., 10, 390, 1964

- (/31/) Born M. Principles of Optics
E. Wolf Pergamon Press 1964
- (/32/) Brindley G.S. Physiology of the Retina and
Visual Pathway
London E. Arnold (pbl.), 1960
- (/33/) Baumann Chr. Die Sehpurpurbleichung und
Stäbchenfunktion, I. Die Seh-
purpurbleichung
Pfl. Arch. 298, 44, 1967
- (/34/) Baumann Chr. Die Photosensitivität des Seh-
purpurs in der isolierten Netz-
haut
Vis. Res. 5, 425, 1965
- (/35/) Wolken J.J. Vision
Springfield
- (/36/) Denton E.J. Study of the Photosensitiv Pig-
J.H. Wyllie ments in the Punk and Green
Rods of the Frog
J. Physiol. 127, 81, 1955

- (/37/) Dartnall H.J.A. The Visual Pigments,
London, Methuen & Co., 1957
- (/38/) Baumann Chr. Die Sehpurpurbleichung und
Stäbchenfunktion, II. Die
Begrenzung der Stäbchenfunktion
durch Helladaptation
Pfl. Arch., 298, 61, 1967
- (/39/) Baumann Chr. Die Sehpurpurbleichung und
Stäbchenfunktion, III. Die
Dunkeladaptation des Skotopi-
schen Systems nach partieller
Sehpurpurbleichung
Pfl. Arch., 298, 70, 1967
- (/40/) Jankhe E. Funktionentafeln (Tables of
F. Emde Funktions
New York 1945
- (/41/) Suhrmann R. Die Anwendung der Valvo-Bild-
H. Flunkert wandlerröhre 6914 zur Beob-
achtung der Verhaltensweise
von Insekten
Valvo-Berichte XII, 95, 1966

Lebenslauf

- 12.3.1939 geboren in München als Sohn des Kapellmeisters Adolf Redl und der Pianistin Anna Redl, geb. Ham
- 1945-1949 Volksschule in Saaldorf bei Traunstein, Neufahrn Ndb., Schule an der Implerstraße München
- 1949-1958 Humanistisches Gymnasium (Theresiengymnasium) in München
- 1958- Studium der Physik an der Ludwig-Maximilians-Universität München mit Unterbrechungen durch Erwerbstätigkeit
- 19.2.1968 Diplomprüfung in Physik; Thema der Diplomarbeit: Untersuchungen zur Blaulichtsensitometrie von Röntgenfolienfilmen
- 1968-1972 Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für medizinische Optik der Universität München

